Aus dem anatomischen Institut zu Göttingen.

BEITRÄGE
ZUR
ENTWICKELUNG DER ZUNGE.

I. TEIL und II. Teil.

AMPHIBIEN UND REPTILIEN.

VON

E. KALLIUS,
GÖTTINGEN.

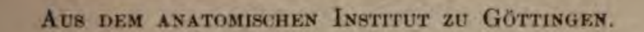
Mit 53 Textfiguren und 28 Figuren auf den Tafeln XLIV/XLVIII.

SEPARAT-ABDRUCK AUS DEN ANATOMISCHEN HEFTEN, HERAUSGEGEBEN VON FR. MERKEL IN GÖTTINGEN UND R. BONNET IN GREIFSWALD.

(HEFT 52/53.)

WIESBADEN.
VERLAG VON J. F. BERGMANN.
1901.

AUS DEM ANATOMISCHEN INSTITUT ZU GÖTTINGEN.



BEITRÄGE

ZUR

ENTWICKELUNG DER ZUNGE.

I. TEIL

AMPHIBIEN UND REPTILIEN.

VON

E. KALLIUS,
GÖTTINGEN.

Mit 53 Textfiguren und 28 Figuren auf den Tafeln XLIV/XLVIII.

Einleitung.

Seit längerer Zeit beschäftigt mich die Organogenie der Zunge. Die ersten Beobachtungen sammelte ich im Anschluss an die publizierten Untersuchungen über die Entwickelung des Kehlkopfes beim Menschen. Die Differenzen in den Angaben der in der Litteratur vorhandenen Untersuchungen über die Zungenentwickelung veranlassten mich, die Säugetiere zur Vergleichung heranzuziehen, wobei ich hoffte, an dem leichter erhältlichen, lückenlosen Material grössere Klarheit zu bekommen. Die Ausdehnung der Arbeit auf verschiedene Säugetierformen zeigte nicht unerhebliche Variationen des Entwickelungsvorganges. Dies, sowie die Frage nach der Bedeutung der Unterzunge und die Hoffnung, Beiträge zu der doch äusserst mangelhaften Kenntnis der Stammesgeschichte des Organs zu finden, bestimmten mich, die Untersuchungen auf die ganze Wirbeltierreihe auszudehnen.

Gerade die Frage nach der phylogenetischen Entstehung und Ausgestaltung der Zunge hoffte ich durch organogenetische Forschungen zu klären, weil ich mit Rabl der Entwickelungsgeschichte eine sehr grosse Bedeutung zur Ermittelung verwandtschaftlicher Beziehungen zuerkenne. Hat doch auch die vergleichende Forschung, die nur die Endstadien berücksichtigt, verhältnismässig wenig zur Lösung dieser Frage beigetragen. Selbstverständlich verkenne ich keinen Augenblick die eminente

Wichtigkeit dieser Forschungsart, aber ich möchte neben ihr auch der organogenetischen Betrachtung ihren gebührenden Platz angewiesen sehen.

Als ersten Teil der Arbeit veröffentliche ich jetzt die Ergebnisse der Zungenentwickelung bei Amphibien und Reptilien. Die Fische habe ich zunächst ausser acht gelassen. Ihre prinzipielle Übereinstimmung hinsichtlich der Zungenbildung bei aller Differenz der einzelnen Species, sowie auch die Unmöglichkeit, genügendes Material zu beschaffen, bestimmten mich, vorläufig von ihnen abzusehen. Natürlich ist die allgemeine Form der Fischzunge öfter erwähnt und zum Ausgangspunkt genommen, aber die wesentlichen Verhältnisse konnten als bekannt vorausgesetzt werden, und ich verlasse mich auf die Angaben der Litteratur und nur auf sehr wenige eigene Beobachtungen. Die übrigen Vertebraten werden bald folgen, zumal schon die wesentlichsten Vorarbeiten beendet sind.

Noch möchte ich einiges über die Untersuchungsmethode sagen. Ausser der selbstverständlichen Benutzung kompleter Serien in verschiedenen Schnittrichtungen und der häufig ausserordentlich erspriesslichen makroskopischen Präparation (mit Lupe) wurden in ausgedehntester Weise Rekonstruktionen nach der Bornschen klassischen Methode angefertigt. Ohne diese ist es absolut unmöglich, auch nur ein einigermassen sicheres Bild von der Zungenentwickelung zu erlangen. Technische Angaben will ich nicht weiter machen, nur möchte ich sagen, dass ich vielfach zum Ausfüllen der Stufen des zusammengesetzten Modells und zur Ergänzung unwesentlicher Teile die bei Bildhauern gebräuchliche Plastilina benutzt habe. Obgleich sie nicht so hart wie Wachs wird, hat sie sich doch recht gut bewährt, indem sie die Arbeit abkürzt und den so gefürchteten heissen Spatel, der manche Einzelheiten verwischen kann, so gut wie überflüssig macht. Auf die möglichst vollkommene Glättung der Oberfläche wurde besonderer Wert gelegt, ebenso darauf,

dass am fertigen Modell die Entstehung aus einzelnen Platten möglichst verdeckt wurde. Zu dem Zweck wurden alle Modelle noch mit Ölfarbe überstrichen. Manche Formationen wurden dann überhaupt erst deutlich. Natürlich wurde in den Zeichnungen der Modelle, die ich zum grossen Teil der Kunst des hiesigen Universitäts-Zeichenlehrers Peters verdanke, auch niemals die Richtung der Platten, die das Modell bilden, angedeutet. Die öfter geübte Art, diese Platten zum Teil recht derb anzudeuten, halte ich für eine überflüssige, ja schädliche, pedantische Geschmacklosigkeit. Durch diese Plattenrichtung wird der Blick oft genug von wichtigen Teilen abgelenkt und die Auffassung erschwert. Wie kann man einen notwendigen Übelstand einer Methode so hervorheben? Das ist gerade so, als wenn man bei einer geometrischen Konstruktion die Hülfslinien besonders stark auftragen wollte.

Die Schwierigkeiten, in einer Ansicht des Modells alle Einzelheiten gut wiederzugeben, sind so wie so schon gross genug. Da muss die Beschreibung zu Hülfe kommen, die, wenn man alles berücksichtigen will, da doch alles in der in Betracht kommenden Gegend wichtig ist, oft schwerfällig werden muss. Hier liessen sich sehr umständliche Beschreibungen in der That nicht vollständig vermeiden, und es mag die Übersichtlichkeit der komplizierten Verhältnisse oft darunter gelitten haben. In der Absicht, wichtige Vorgänge hervorzuheben und alles klar und leicht verständlich darzustellen, wurden mitunter Wiederholungen nötig. Schliesslich hoffe ich, durch sorgfältige Zusammenfassung, ausführliche Figurenerklärung und Beifügung von schematischen Darstellungen doch noch das erstrebte Ziel erreicht zu haben.

Von Textfiguren wurde besonders reichlicher Gebrauch gemacht. Alle Textfiguren sind, soweit das nicht ausdrücklich bemerkt ist, überzeichnete Photographien, für die mit vollem Recht neuerdings Hans Virchow und Sobotta eingetreten

sind. Von der Wiedergabe der Photographien selbst wurde durchaus abgesehen, weil ich der Überzeugung bin, dass diese Mikrophotographien nur in seltenen Fällen geeignet sind, auch bei aller technischen Vollendung das klar zu zeigen, was gezeigt werden soll.

Als Grundlagen für Zeichnungen sind sie von allergrösstem Wert und übertreffen an Brauchbarkeit alle anderen Methoden. Die bei etwas stärkerer Vergrösserung als in der Wiedergabe aufgenommenen Platten[1]) wurden auf Salzpapier kopiert, und auf dieser Kopie wurde mit unverwaschbarer Tusche alles genau nachgezeichnet, wo nötig unter der Lupe und immer unter Kontrolle des mikroskopischen Bildes des Präparates. Einige Gewebe wurden dabei schematisiert, z. B. das äussere Epithel wurde mit einer einfachen schwarzen Linie angegeben; Knochen und Knorpel etc. wurden einheitlich ausgefüllt. Das Silberbild wurde zuerst mit Jodjodkaliumlösung und Cyankalium entfernt. Später bewährte sich aber zu dem Zwecke besonders gut der bekannte photographische Abschwächer (Ferridcyankalium-unterschwefligsaures Natron) in stärkerer Lösung. Nach sorgfältigem Auswaschen erhält man dann ein schwarzes Bild auf schneeweissem Grund, das dann zinkographisch vervielfältigt werden kann.

Über die Konservierung der Embryonen und Färbung der Serien habe ich nichts Besonderes zu sagen, es ist selbstverständlich, dass sie allen modernen Anforderungen entsprechen, soweit ich selber darauf Einfluss haben konnte[2]).

Ich habe auch Material, das konserviert in meine Hände gelangte, benützen müssen, da es mir unmöglich war, alles selbst

[1]) Für diese Mikrophotographien haben sich die neuen von Winkel hergestellten Objektive ganz hervorragend bewährt.

[2]) Für die Konservierung der Larven der Amphibien hat sich besonders gut die Flüssigkeit von Tellyesnicky bewährt. Statt der Kalibichromicumlösung wurde öfters die gerade vorhandene Müllersche Flüssigkeit, mit dem nötigen Eisessigquantum versetzt, verwendet.

zu beschaffen. Sehr wertvolle Embryonen verdanke ich dem liebenswürdigen Entgegenkommen folgender Herren: Gasser, Hubrecht, Keibel, M. Märtens, P. Mayer, Sobotta, Strahl, denen ich auch an dieser Stelle nochmals meinen herzlichsten Dank aussprechen möchte.

Ein ausführliches Litteraturverzeichnis wird am Schluss der ganzen Arbeit folgen.

I. Urodelen.

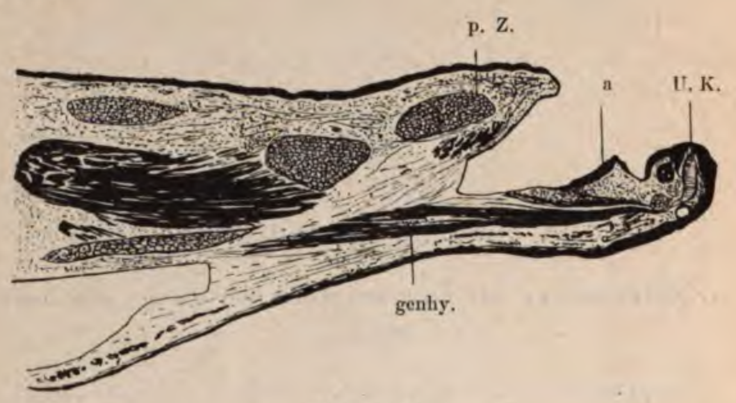
A. Salamandra und Triton.

1. Entwickelung der äusseren Form der Zunge mit ihren Drüsen.

Hauptsächlich wurden Salamandra maculata sowohl in Larvenform, wie im ausgewachsenen Zustand, sowie auch einige Larven von Salamandra atra und den einheimischen Tritonen untersucht. Zunächst können alle genannten Species der folgenden Schilderung zu Grunde gelegt werden, da bei der Ausbildung der Form der Zunge keine irgendwie erheblichen Unterschiede zwischen ihnen bemerkt wurden und sich gerade bei dem Material von Salamandra Lücken zeigten, die vorzüglich von dem Tritonenmaterial ausgefüllt wurden.

Die Untersuchung der jüngeren Larven giebt zunächst wenig Ausbeute, denn die Zungenanlage besteht nur aus dem Überzug des Apparates der Visceralknorpel mit ihrer Copula. Durch die vordere Grenzlinie dieses Apparates (cf. Tafelfigur 4) ist auch die vordere Kontur der Zungenanlage gegeben. Allerdings ragt die Zungenanlage über die Knorpel um ein nicht unbeträchtliches Stück hervor, sodass der vordere Teil der Zunge

frei von Stützapparaten ist. Daher ist die vordere Grenzlinie der Zunge (vergl. die punktierte Linie in Tafelfig. 4) von oben her gesehen etwas stumpfer als der Bogen, den das Hyoid mit seiner Copula bildet. Zugleich ist dieser vordere Teil der Zunge auch muskelfrei. Die Zunge ähnelt in dieser Zeit durchaus der Fischzunge, zumal da an ihr auch keine aborale Abgrenzung zu erkennen ist.



Textfigur 1.

Larve von Salam. mac. ca. 50 mm lang. Sagittalschnitt neben der Mittellinie. p. Z die primitive Zunge, nicht mehr ganz auf der Höhe der Ausbildung; in ihr die Knorpel des Visceralskelettes, mit den an ihnen einsetzenden Muskeln. U. K. Unterkieferknorpel mit aufliegendem Knochen, der schraffiert ist. genhy. Musculus geniohyoideus (die verschiedenen Portionen dieser Muskelmasse sind hier und in den folgenden Bildern nicht besonders bezeichnet.) a ist die verdicktes Epithel tragende Stelle zwischen dem Unterkiefer und der Anheftungsstelle der primitiven Zunge; von dem Unterkiefer ist dies ganze Gebiet durch eine tiefe Falte abgegrenzt. Die mit a bezeichnete Epithelverdickung bildet die Ausgangsstelle, von der aus sich die zahlreichen Drüsen späterer Stadien bilden. Zu ihr und zwischen ihr und der Anheftungsstelle der „primitiven Zunge" strahlt, die hier nicht besonders bezeichnete Anlage des Musculus genioglossus aus, der nur in seiner dem Geniohyoideus zugewendeten Seite deutlich differenzierte Fasern enthält, in seinem der Schleimhaut zugewendeten Teile nur aus Zellen und Zellreihen besteht. Das Epithel ist wie an allen Textfiguren nur durch eine schwarze Linie dargestellt.

Vergrösserung ca. 1:20.

So bleibt die Zunge lange Zeit während des Larvenlebens; die Gestalt ändert sich nicht erheblich. Wir können diesen Zustand als den der primitiven Zunge bezeichnen, der so lange zu beobachten ist, als die Larve voll entwickelte äussere Kiemen besitzt. Dann erst, wenn diese zu schwinden beginnen, ändert sich das Aussehen der Zunge, um dann allmählich die Gestalt anzunehmen, die die Zunge des erwachsenen Tieres be-

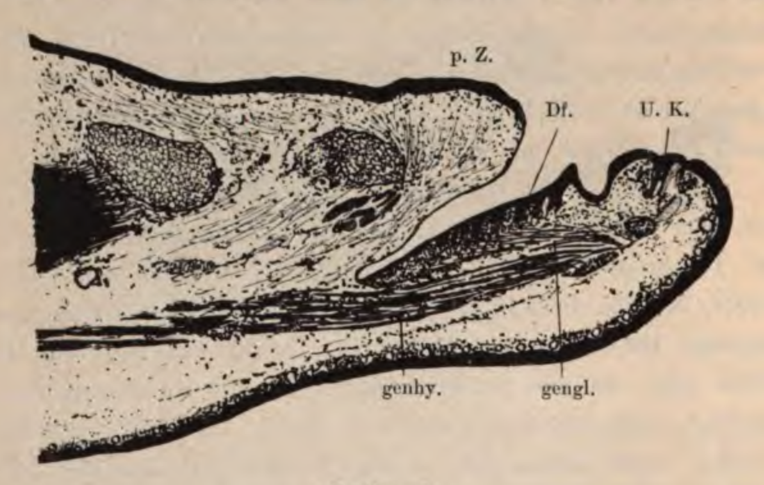
sitzt (cf. Tafelfig. 3). Salamanderlarven, die eine Länge von ca. 50 mm haben, zeigen noch diese primitive Form der Zunge. In der Textfigur 1 ist ein Sagittalschnitt durch die Zunge einer solchen Larve abgebildet.

Um diese Zeit beginnt nun eine sehr wichtige Umwandlung in dem beschriebenen Gebiete des Mundbodens, die leider so schnell zu verlaufen scheint, dass es mir nicht möglich war, alle Stadien, die in Betracht kommen, bei derselben Species zu demonstrieren, weshalb Bilder von Salamandra und Triton Verwendung finden sollen. Eine Larve (Sal. mac.) von ca. 55—60 mm Länge besitzt nämlich schon eine Zunge, die dem des ausgewachsenen Tieres durchaus ähnlich und gleichwertig ist.

Um diesen Vorgang deutlich zu machen, müssen wir noch bei dem Stadium verweilen, dem die Textfigur 1 entnommen ist. Der breite Raum des Mundbodens, der zwischen dem Unterkiefer, der wie diese Figur deutlich zeigt, durch eine wohl ausgeprägte Falte von dem Mundboden abgegrenzt ist, und der Stelle liegt, wo die primitive Zunge in die Mundschleimhaut umbiegt, zeigt eine mit a markierte Stelle. Diese ist, wie sofort sichtbar, durch bedeutend erhöhtes Epithel ausgezeichnet. Zunächst ist diese Stelle noch klein, in der Medianebene am deutlichsten und geht nach hinten und an den beiden Seiten, allmählich in die übrige Mundschleimhaut über. Nach dem Unterkiefer zu ist aber auch dort schon eine deutliche, scharfe Grenze sichtbar. In älteren Stadien dehnt sich diese Stelle nach den Seiten und namentlich auch nach hinten erheblich aus; vorn setzt die Falte gegen den Unterkiefer der Ausbreitung eine Grenze. Allmählich wird fast der ganze Teil des Mundbodens der zwischen dem Unterkiefer und der „primitiven Zunge" gelegen ist, von erhöhtem Epithel ausgefüllt. Während dieser Ausbreitung der Epithelverdickung beginnen an allen Stellen Drüsen in die Schleimhaut hineinzuwachsen. Diese Drüsen sind einfache schlauchförmige Epithelzapfen mit und ohne Lumen.

Die mit Lumen versehenen sind die in der Entwickelung voran gehenden.

In der Tafelfigur 1 ist an einer Rekonstruktion die in Betrachtkommende Gegend dargestellt. In der Tafelfig. 2, die nach direkter Zeichnung eines Präparates gewonnen wurde, sieht man zwischen dem Unterkiefer (U. K.) und der „primitiven Zunge" eine in die Mundhöhle hervorspringende hinten in der



Textfigur 2.

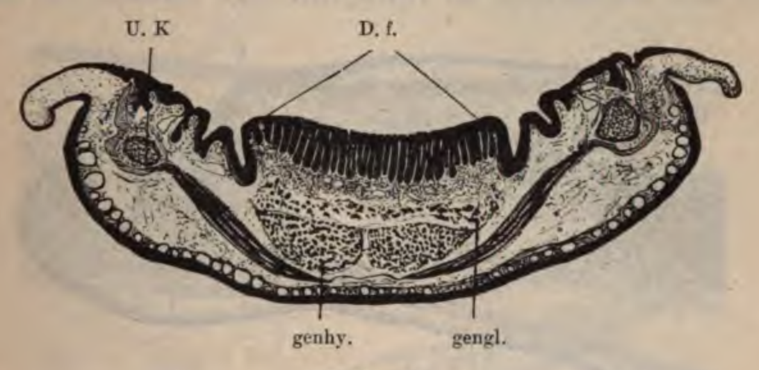
Sagittalschnitt neben der Mittellinie durch den Unterkiefer und Mundboden einer Larve von Triton alpestris gegen das Ende der Metamorphose, mit äusseren Kiemen, die schon in der Rückbildung begriffen sind. Die primitive Zunge (p. Z.) hat noch fast dieselbe Ausbildung, wie in Textfigur 1. In dem Felde unter und vor der primitiven Zunge sind deutliche Drüsenanlagen entstanden. Zu diesen strahlen Muskelfasern des Musculus genioglossus (gengl.). In der primitiven Zunge liegen Knorpelstücke des Hyobranchialskelettes, an die sich Muskelfasern ansetzen. In der äusseren Haut sind bereits Drüsen. U. K, Unterkiefer.

Vergrösserung ca. 1:22.

Mitte etwas vertiefte Platte, die seitlich zwei, vorn eine Falte von dem Unterkiefer trennen. Die deutlich drüsentragenden Stellen sind in der Abbildung durch eine schwarze Linie umrandet. Die umzogene Figur hat die Gestalt eines Hufeisens. Die Textfig. 3 zeigt einen Querschnitt des Unterkiefers dieser Larve; der Schnitt ist an der Stelle geführt, wo in der Tafelfig. 1 die beiden Striche angebracht sind.

Die Spitze der primitiven Zunge ist in der erwähnten Rekonstruktion (Tafelfig. 1) ebenfalls zu erkennen; sie ist sehr stumpf und im Sagittalschnitt stark abgerundet, sodass sie nicht mehr so weit frei nach vorn ragt, wie in Textfigur 1.

In der Textfigur 2, die einen Sagittalschnitt durch die primitive Zunge und den Mundboden einer ca. 35 mm langen Larve von Triton alpestris, bei dem die Kiemen schon in der



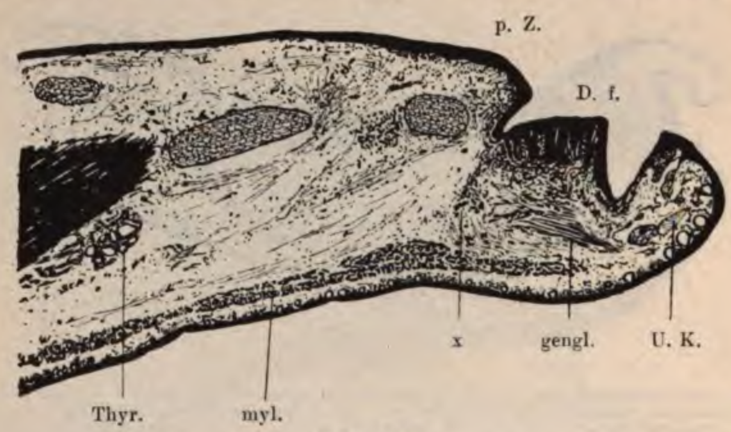
Textfigur 3.

Larve von Salamandra mac. 50–52 mm lang, deren äussere Kiemen schon in der Rückbildung begriffen sind. Querschnitt durch das Drüsen tragende Feld hinter dem Unterkiefer, zwischen der „primitiven Zunge". (Vergl. auch Tafelfigur 1 mit der dazu gehörigen Erklärung. An der dort bezeichneten Stelle ist der Schnitt geführt.) U. K. Unterkiefer mit schraffierter Knochenauflagerung; an dieser setzt sich der Musculus mylohyoideus an, der mit dem der anderen Seite in der Mittellinie durch Bindegewebe vereinigt ist. genhy. Musc. geniohyoideus. gengl. Musculus genioglossus, dessen Fasern in der Mittellinie nicht mehr getrennt sind. D. f. das Drüsen tragende Feld, das durch eine Falte und einen niederen Wall von der Unterkiefergegend getrennt ist. Die Drüsen sind alle einfach schlauchförmig, an einzelnen ist auch das Lumen zu erkennen, namentlich an denen, die der Mittellinie nahe liegen. Am lateralen Rande des Feldes sind mehrere kleinere Drüsenanlagen ohne Lumen zu sehen. In der äusseren Haut liegen zahlreiche Drüsen.

Vergrösserung ca. 1 : 20.

Rückbildung begriffen sind, zeigt, haben sich fast in dem ganzen Gebiet des Mundbodens zwischen primitiver Zunge und Unterkiefer die eben erwähnten Drüsen angelegt. Noch aber liegt diese Gegend ungefähr in demselben Niveau, wie in dem Stadium der Textfigur 1. Besonders reichlich sind die Drüsen in der oralen Partie, nahe am Unterkiefer, der auch hier wieder durch eine deutliche Falte von dem Drüsengebiet abgegrenzt ist. Anders liegen die Verhältnisse in einem etwas älteren Stadium

von derselben Species (cf. Textfig. 4). Jetzt beginnt das Drüsen tragende Feld deutlich in die Mundhöhle vorzutreten. Die Drüsen sind wesentlich länger geworden; zugleich fällt aber auf, dass die fragliche Gegend des Mundbodens in oral-aboraler Richtung kürzer geworden ist. Die primitive Zunge, die in ihrer typischen Form noch wohl erhalten ist, ragt nicht mehr soweit frei oralwärts vor. Diese beiden zuletzt erwähnten Thatsachen hängen, wie eine Vergleichung der Textfiguren zeigt, durchaus von ein-



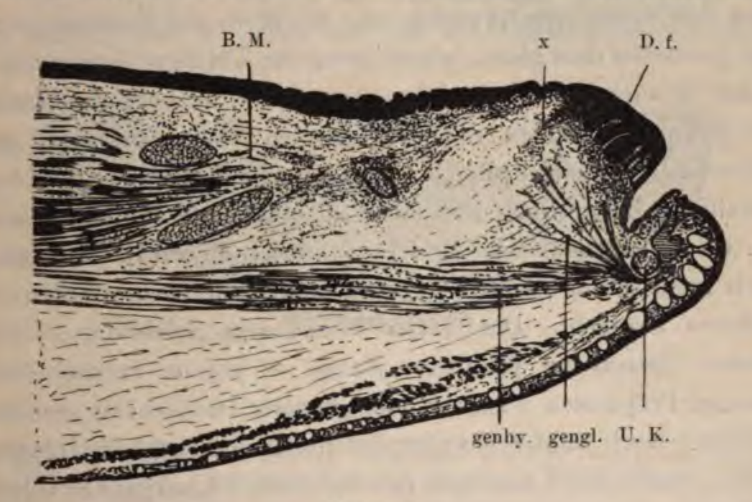
Textfigur 4.

Sagittalschnitt dicht neben der Mittellinie durch den vorderen Teil des Unterkiefers und des Mundbodens einer Larve von Triton alpestris, deren äussere Kiemen schon stark zurückgebildet sind. Die primitive Zunge ist noch wohl zu erkennen, ihre Unterseite ist aber nicht mehr so frei, wie in Textfigur 1 und 2, sondern mit ihr ist der aborale Teil des Drüsen tragenden Feldes (D. f.), das stark gehoben ist, verschmolzen. Die Linie, in der die Verschmelzung erfolgt ist, ist noch in dem mit x bezeichneten Bindegewebsstrange zu finden. Nur wenige Fasern des Genioglossus (gengl.), keine des Geniohyoideus sind in der Abbildung zu sehen, da der Schnitt sehr nahe der Mittellinie geführt ist. Unter der Muskelmasse, die zum Hyobranchialskelett zieht, liegt, wie in Textfigur 2 die Glandula Thyreoidea (Thyr.). myl. Musculus mylohyoideus. U. K. Unterkieferknorpel.

Vergrösserung ca. 1 : 22.

ander ab. Der hintere drüsenfreie Bezirk des Gebietes vor der primitiven Zunge, der sich in der Textfigur 2 schon der unteren ventralen Fläche der primitven Zunge genähert hatte, ist nun mit ihr verschmolzen, was dadurch auch noch bewiesen wird, dass wir die Stelle der Verschmelzung an dem in der Textfigur 4 mit x bezeichneten Orte in einem dichtere Zellmassen enthaltenden Strange finden.

Ob in diesem Strange noch Epithelzellen vorhanden sind, die da sein müssten, wenn die beiden genannten Teile sich vollkommen an einander gelegt hätten, und mit einander verschmolzen wären, habe ich mit positiver Sicherheit bei diesem Stadium nicht entscheiden können; wir werden darauf bei der Beschreibung eines späteren Stadiums noch zurückkommen. Es wäre wohl



Textfigur 5.

Larve von Salamandra mac., von etwa 5 über 50 mm Länge, älteres Stadium als Textfigur 4 Sagittalschnitt neben der Mittellinie durch den vorderen Teil des Unterkiefers mit Zunge. Die „primitive Zunge" hat sich mit dem ursprünglich vor ihr liegenden Drüsenfelde vereinigt (cf. Text). An der mit D. f. bezeichneten Stelle sind zahlreiche Drüsen sichtbar. Bei x ist die hier immer deutliche Grenze, in der sich der ursprünglich vordere Abhang der „primitiven Zunge" mit dem drüsentragenden Abschnitt des Mundbodens vereinigt hat. Die Grenze ist auch an dem dünnen Epithelbelage kenntlich. In dem hinteren Teile liegen die nicht näher bezeichneten Schnitte durch die Knorpel des Visceralskelettes, an die von hinten her Muskeln ansetzen (B. M.). U. K. Unterkiefer mit (schraffiertem) Knochenbelag. gengl. der vom Unterkieferknochen entspringende, in die vordersten Abschnitte der Zunge einstrahlende Musculus genioglossus. An derselben Stelle setzt der Musculus geniohyoideus (genhy.) an. Unter der Haut, die zahlreiche Drüsen hat, liegen die Schräg- und Querschnitte des Musculus mylohyoideus.

Vergrösserung ca. 1 : 20.

denkbar, dass die Verschmelzung so zustande käme, dass nur die bindegewebigen Teile sich an einander legten und die Epithelüberzüge schrumpften und gleichsam dorsalwärts in die Höhe geschoben würden.

Die Abbildung, die in der Textfigur 5 wiedergegeben ist, zeigt auf einem Sagittalschnitt durch eine Salamanderlarve von etwas

über 50 mm Länge wieder die in Betracht kommende Gegend. Hier ist nun von der Spitze der primitiven Zunge auf den ersten Blick nichts zu sehen. Es wird aber wohl sehr leicht klar sein, dass der Prozess, der im vorigen Stadium im Gange war, nun zu einem gewissen Abschluss gekommen ist, in dem sich das Drüsenfeld so vollkommen an die primitive Zunge angelegt hat, dass ihre Spitze verschwunden ist. Mit Hülfe des Zellstranges x, der zweifellos dem gleich bezeichneten der Textfigur 4 entspricht, indem er auch hier die Verschmelzungszone der vorderen Fläche der primitiven Zunge mit der aboralen Fläche des stark gehobenen Drüsenfeldes angiebt, wird es sehr leicht, die Spitze der primitiven Zunge auch jetzt noch zu erkennen: sie liegt genau da, wo die drüsenhaltige Schicht aufhört, und wo das zunächst noch recht dünne Epithel beginnt, das dann weiter hinten in dickeres übergeht. Der mit x bezeichnete Zellstrang — die vordere Grenze der primitiven Zunge — konnte an mehreren anderen Präparaten noch mit viel grösserer Deutlichkeit gesehen werden. Noch immer bewahrt das hinter ihm liegende Gewebe seinen spezifischen Charakter; es besteht nämlich aus ganz lockerem zellarmen Gewebe; zwischen den Zellen sind grosse Zwischenräume. Ausserdem ist an Sagittalschnitten recht auffallend, dass in dem nun am Boden der Mundhöhle liegenden einheitlichen Wulst, der vorn eine dicht mit Drüsen besetzte Spitze trägt, entsprechend seiner Entstehung aus zwei verschiedenen Abschnitten — der primitiven Zunge und dem vor ihr liegenden Mundbodenbezirk — diese beide auch jetzt noch insofern zu unterscheiden sind, als in der primitiven Zunge die Anordnung der Zellen im allgemeinen einer Wachstumsrichtung von hinten unten nach vorn oben entspricht, während in dem emporgehobenen Drüsenfelde die Zellordnung mehr ein Aufstrahlen von vorn unten nach hinten oben zeigt. Bei der Besprechung der Entwickelung der Muskulatur, die uns weitere wichtigere Beweise für die geschilderte Art der Zungenentwickelung giebt, wird diese Thatsache noch mehr in die Augen springen.

Hier in diesem Stadium findet man in dem mit x bezeichneten Strange noch Zellformen bei starker Vergrösserung, die höchst wahrscheinlich Reste von Epithelzellen sind. Sie sind in kurzen Strängen, unregelmässigen Klümpchen u. s. w. angeordnet; was weiter aus ihnen wird, kann ich nicht angeben, wahrscheinlich gehen sie zu Grunde.

Im weiteren Verlaufe der Entwickelung breitet sich der Drüsen tragende Abschnitt auf dem Mundbodenwulst, der nun



Textfigur 6.

Larve von Salamandra maculata von 55 mm Länge. Querschnitt durch den hinteren Teil der Zunge. Er hat gerade die Spitze der verwachsenen primitiven Zunge getroffen (p. Z.); eine Abgrenzung dieser von seitlichen Teilen ist nicht mehr zu erkennen, aber sehr deutlich ist, dass jener hineinragende Zwickel keine Drüsen trägt, sondern nur hohes Epithel mit den gewöhnlichen Charakteristiken des Mundhöhlenepithels; erst seitlich von dieser Stelle liegen hier mit Z bezeichnete Stellen, die viele Drüsen tragen, die aber alle zu dem Drüsen tragenden Felde gehören, das früher vor und unter der primitiven Zunge lag. U. K. Unterkiefer. genhy. Musc. geniohyoideus. Die übrigen Verhältnisse sind aus den früheren Textfiguren leicht verständlich.

Vergrösserung ca. 1 : 20.

als definitive Zunge bezeichnet werden kann, in aboraler Richtung aus, wie mir scheint auf Kosten der ziemlich stark schrumpfenden primitiven Zunge.

Immer noch ist die Verteilung der Drüsen auf der Zunge dem in Tafelfigur 2 gegebenen Bilde ähnlich. Noch ist jene hufeisenförmige Gestalt der Drüsenausbreitung zu erkennen, noch grenzt sich auch in histologischer Hinsicht die sonst vollkommen verschmolzene primitive Zunge von dem neu angelegten Teile ab. Dies ist am deutlichsten an Querschnitten zu beobachten,

die im Zungengebiet lateral am Rande der Zunge jederseits ein Drüsenteil zeigen, während in der Mitte keine Drüsen sind, sondern nur die mit hohem Epithel versehene gewöhnliche Mundschleimhaut. Textfig. 6 erläutert diese Verhältnisse. Dieser Zipfel drüsenlosen Gebietes, der von hinten her in die drüsentragende Zungenanlage hineinragt, erhält nun beim Weiterfortschreiten der Zungenentwickelung ebenfalls drüsenähnliche Gebilde. Dass diese späten und an anderer Stelle sich entwickelnden epithelialen Einstülpungen sich histologisch anders verhalten als die früher gebildeten, habe ich an dem mir zu Gebote stehenden Material ebenso wie Holl (86) nachweisen können. Doch wollen wir, ehe wir auf diesen Punkt eingehen, die Formentwickelung der Zunge noch zu Ende führen.

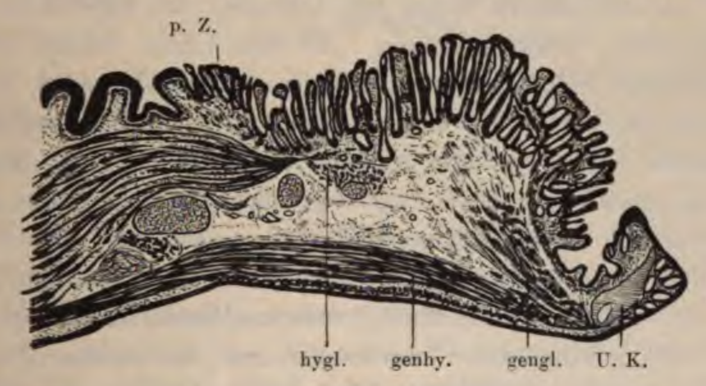
Die hintere Abgrenzung der Zunge, die bis dahin noch nicht so wie bei der ausgebildeten Zunge beschaffen war, beginnt nun deutlicher zu werden, indem das Drüsen tragende Feld hinten wallartig emporwächst, zusammen mit dem von ihm umfassten, zugespitzten Teil der primitiven Zunge.

Nun grenzt eine quer von rechts nach links verlaufende Falte die definitive Zunge von dem hinter ihr gelegenen Mundboden ab. Daraus, dass diese Falte in einer annähernd geraden, mitunter sogar etwas aboral convexen Linie verläuft, kann a priori schon geschlossen werden, dass die Spitze der Schleimhaut der Gegend der primitiven Zunge mit in die definitive Zunge hineinbezogen wird. Wenn nämlich das drüsentragende Feld allein durch eine Falte aboral begrenzt würde, dann müsste diese einen oralwärts convexen Verlauf zeigen, entsprechend der hufeisenförmigen Gestalt des Drüsenfeldes. Wir werden sogleich sehen, dass histologische Thatsachen auch noch für die Verwendung der Spitze der primitiven Zunge zur Bildung der definitiven sprechen. Die weitere Ausbildung der Zunge besteht wesentlich im Wachstum der Ränder, die pilzförmig über die Unterlage, die am Boden der Mundhöhle festgewachsen ist, hin-

über ragen. Dementsprechend breiten sich die Drüsen auch nach allen Richtungen auf der Zunge aus, mit Ausnahme des Zipfels, der von der primitiven Zunge geliefert wurde.

Die Textfig. 7 zeigt diese Drüsenausbreitung, da sie einem Sagittalschnitt entnommen wurde, nur in der Richtung nach dem Unterkiefer zu, von dem der vordere Rand der Zunge durch ein drüsenfreies Stück getrennt ist.

Dass fast alle Ränder der erwachsenen Zunge über die Anhaftungsstelle hinübergewachsen sind, kommt an der radiären



Textfigur 7.

Ausgewachsenes Exemplar von Salamandra maculata. Sagittalschnitt durch den vorderen Teil des Mundbodens mit Zunge, neben der Mittellinie. Die Zunge, vom Unterkiefer deutlich getrennt, ist vollkommen besetzt mit Drüsen, die namentlich in der Mitte ausserordentlich lang sind. Die hintere Abgrenzung ist nun auch deutlich geworden, die Grenzfalte würde bei noch mehr seitlich gelegten Schnitten noch tiefer sein. Zwischen die Drüsen strahlen Muskelfasern aus. In die Zunge gelangen Fasern des Musculus hyoglossus (hygl.) und die besonders zahlreichen des Musc. genioglossus (gengl.). Zungenbeinknorpel sind in der Zunge als Querschnitte zu erkennen. U. K. Knochen (schraffiert) des Unterkiefers. genhy. Musculus geniohyoideus. Zwischen ihm und der Haut liegen Fasern des Musculus mylohyoideus. p. Z. Gegend der primitiven Zunge.

Vergrösserung ca. 1:12.

Stellung der Drüsenreihen zum Ausdruck, die die Tafelfig. 3 gut zeigt. In der Mitte des vergrösserten Bildes der dorsalen Ansicht der Zunge sieht man ungeordnete Drüsen stehen; dann beginnen sie sich nach dem Rande hin zu ordnen, um in ziemlich regelmässige Reihen überzugehen.

In gewissem Sinne hat die Zunge des Salamanders nach hinten auch jederseits zwei Zipfel, die allerdings nicht an dem

Kontur zu erkennen sind, sondern nur daran, dass die Mitte des hinteren Randes weniger frei vorragt als die seitlichen Teile.

Vorher wurde schon kurz angedeutet, dass die Zunge des fertigen Salamanders — auf diesen beziehen sich die folgenden Angaben zunächst — auch im Hinblick auf den histologischen Bau für Entstehung aus den beiden allerdings sehr ungleichwertigen Stücken spricht. Nach den genauen Untersuchungen von Holl, die ich im wesentlichen bestätigen kann, der unter anderem die Zunge von Salamandra maculata besprochen hat, befinden sich auf der ganzen Zunge mit Ausnahme des sogleich zu erwähnenden Bezirkes, Drüsen, „die teils kurze, relativ weite, unverästelte Schläuche besitzen, teils aus langen, engen, meist weit in die Muskulatur hineinreichenden Schläuchen bestehen. Dagegen fehlen an dem hinteren mittleren Teile der Zunge (Zungenspitze, wie Holl sagt) eigentliche Drüsen; dafür sind massenhafte Einsenkungen bemerkbar, welche mit demselben Epithel ausgekleidet sind, wie man es an dem Zungenrande, an der Unterfläche, und ähnlich auch am Mundboden, bestehend aus lang gewimperten Flimmerzellen und Becherzellen, findet, und die eine verschiedene Tiefe haben können: sie stellen Krypten der Zunge dar. Die Furchen, die man an der oberen Fläche der hinteren Spitze der Zunge schon mit blossem Auge beobachten kann, sind nichts anderes als Krypten". An der Tafelfigur 3, die die Ansicht der Zunge eines ausgewachsenen Salamanders mit samt dem Mundboden darstellt, ist der Teil, der sich histologisch in dem erwähnten Sinne different zeigt, mit einer schwarzen Linie umzogen und demonstriert so also das Gebiet der Urodelenzunge, das wir als Abkömmling der Spitze der primitiven Zunge aufzufassen haben. Diese Figur zeigt zugleich die Form einer gut konservierten Zunge, die hier wohl nicht weiter beschrieben zu werden braucht. Einige Differenzen, die die Beschreibung der makroskopischen Ansicht der Salamanderzunge, wie sie Holl giebt, in Vergleich zu meiner

Abbildung und Schilderung aufweist, mögen wohl durch verschiedene Konservierung, verschiedenen Kontraktionszustand etc. bedingt sein, und brauchen hier kaum des Näheren erörtert zu werden.

Dass der Rand und die Unterfläche der Zunge den Charakter der Mundhöhlenschleimhaut aufweist, braucht kaum wunder zu nehmen, denn beim Herauswachsen der ursprünglich platt dem Mundboden anliegenden Zunge werden die frei werdenden Ränder eben diese Schleimhaut mit sich nehmen.

2. Litteratur.

Es scheint wohl angebracht, bevor wir weiter die Entwickelung der Zunge besprechen, sogleich auf die Schilderungen der vorhandenen Litteratur einzugehen, die sich auf die Ausbildung der äusseren Form und der Drüsen der Urodelenzunge beziehen.

Von neueren Angaben liegen über die Entwickelung von Triton und Salamandra die Untersuchungen von Gegenbaur (94) vor, die natürlich besonderer Beachtung bedürfen, vor allem auch schon der phylogenetischen Betrachtungen wegen, die daran geknüpft werden, auf welch letztere aber erst später, wenn wir einen Überblick über sämtliche Zungenbildungen gewonnen haben, eingegangen werden kann. Gegenbaur sagt: Bei Salamandra und Triton „bieten jüngere Larven ziemlich übereinstimmende Befunde. Die Schleimhaut der Mundhöhle tritt von der Überkleidung des Skelettes der Kiemen vorn über die vorderste Copula wie über den zu dieser gelangenden Hyoidbogen hinweg und senkt sich in eine diese Teile vom Unterkiefer trennende Einfaltung, gegen welche somit der Kiemenapparat — von einer Zunge kann noch keine Rede sein — einen Vorsprung bildet.“ Damit beschreibt Gegenbaur das, was ich oben als „primitive Zunge“ bezeichnet habe. Dann fährt er fort: „Dieser Vorsprung . . . . bildet den Ausgangs-

punkt wichtiger Veränderungen. Bei etwas älteren Larven zeigt die noch einfache, von bereits zweischichtigem Epithel überkleidete Schleimhaut eine Verdickung ihrer bindegewebigen Grundlage. Hyaline Intercellularsubstanz, von Bindegewebselementen durchsetzt, bildet am Vorderrande jenes Vorsprunges eine allmählich bedeutender werdende Schicht. Sie ist auf den Schnitten der Serie vom Epithel aus kontinuierlich bis zu den Knorpelstücken des Hyoid zu verfolgen, ohne eine Sonderung in verschiedene Straten, die etwa als Submucosa und Mucosa zu deuten wären, wahrnehmen zu lassen. Nur unmittelbar am Knorpel giebt sich aus der Stellung der Zellen ein etwas anderes Verhalten kund, sodass man von einer periostalen Schicht sprechen kann. Aber diese ist nur eine einfache, dünne Zelllage, welche gegen die übrige Gewebsmasse völlig zurücktritt. Es ist also hier ein vom Hyoid vorragender Wulst entstanden, welcher vom Epithel überkleidet wird. Die Muskulatur des Kiemen- und Zungenapparates ist an jener Bildung gänzlich unbeteiligt und bewahrt ihre frühere Anordnung[1]). Die Wulstbildung hat zwar ihre grösste Ausdehnung nach vorn hin, allein sie erstreckt sich dann auch etwas nach der oberen Fläche in Überlagerung des Copularknorpels, sodass man sich den Bindegewebswulst mit gewölbter Oberfläche zu denken hat."

Alles das stimmt vollkommen mit meinen Beobachtungen überein; die wulstartige Hervorragung der „primitiven Zunge" ist an Tafelfigur 1 und der schematischen Figur 15a—c wohl zu erkennen. Auch die histologischen Details kann ich durchaus bestätigen.

„Die nächsten Veränderungen, wie sie mir sowohl bei Triton als auch bei Salamandra bekannt geworden, betreffen das Epithel, welches jetzt nicht mehr die regelmässige Zweischichtigkeit darbietet. Am ganzen Vorderrande der Horizontal-

1) Im Original gesperrt.

schnitte zeigen sich kleine Verdickungen in ziemlich regelmässigen Abständen verteilt und etwas in die Schleimhaut vorspringend. Sie geben sich als becherförmige Sinnesorgane zu erkennen, wie sie auch noch später auf der Zunge vorkommen. Der Zungenwulst tritt damit zuerst aus seinem indifferenten Verhalten. Auch in dem Bindegewebe sind ausser den durch ihre Ramifikationen erkennbaren Bindegewebszellen vorher fehlende rundliche Elemente zahlreich vorhanden, über deren Bedeutung ich nichts Sicheres angeben kann. (Leukocyten ?).

„Das nächste Stadium war mir nur vom Triton bekannt. Der schon durch die Sinnesorgane veränderte Epithelüberzug bot Einsenkungen des Epithels in das Bindegewebe dar, welche nicht als blosse Wucherungen des ersteren gelten konnten. An einigen Stellen erscheinen sie als Grübchen. Die ersten traf ich bei Larven, bei denen die Metamorphose noch nicht begonnen hatte. Der Zungenwulst trug nur vier bis fünf solcher Grübchen, die nach vorn hin offen waren. Das ist der Anfang einer mächtigeren Bildung, welche bis in die Zeit der Metamorphose, wie es scheint, sehr rasch weiter schreitet. Während die zuerst entstandenen epithelialen Einsenkungen in längere Schläuche auswachsen, kommen in deren Umgebung neue hinzu, und so gestaltet sich der Zungenwulst zu einem von Schläuchen durchsetzten Gebilde. Dass wir es hier mit Drüsen zu thun haben, bedarf keiner Betonung. Die Grübchen sind die Anfänge von Drüsenschläuchen, die ich auch beim Salamander wahrnahm. Sie bieten in ihrer grösseren Anzahl horizontalen Verlauf. Zuerst gerade gestreckt bilden sie, länger geworden, leichte Schlängelungen und zeigen sich auch im Kaliber nicht völlig gleichmässig, indem besonders terminal leichte alveoläre Buchtungen hin und wieder wahrnehmbar sind. Wie Horizontalschnitte lehren, ist die Mehrzahl dieser Drüsen in dieser selben Ebene befindlich, aber auch von der oberen Fläche her ist die gleiche Bildung erfolgt, und die von da aus entstandenen unter-

mischen sich mit den anderen. Mit diesem Vorgang ist das hyaline Bindegewebe als kompakte Masse verschwunden, indem es nunmehr zwischen den zahlreichen neu eingewucherten Drüsenschläuchen Verbreitung fand. So erscheint das ganze Gebilde als ein **drüsiges Organ.**"

Wegen der prinzipiellen Wichtigkeit der Frage habe ich den ganzen letzten Teil der Gegenbaurschen Ausführungen ununterbrochen und ungekürzt gegeben. Man ersieht daraus ganz klar, dass Gegenbaur dem Zungenwulst, oder wie ich sage und beibehalten will, der „primitiven Zunge" die Fähigkeit zuschreibt, Drüsen zu produzieren, während ich im direkten Gegensatz dazu ausführlich dargelegt habe, dass dies Gebilde keine Drüsen, sondern nur ganz am Ende der Metamorphose kryptenartige Vertiefungen produziere, die übrigens schon in der Textfigur 5 wohl in Bildung begriffen sind.

Die Hauptmasse der Zungendrüsen hat nichts mit der primitiven Zunge zu thun. Diese spezifischen Zungendrüsen entstehen in einem ursprünglich **vor** der primitiven Zunge gelegenen Gebiet und werden an ihre vordere freie Kante durch Verwachsung angeheftet und mit ihr verschmolzen. Wenn meine Ansicht die richtige ist, wovon ich durchaus überzeugt bin, dann fallen auch einige von den Schlüssen, die Gegenbaur aus seinen Befunden zieht. Wir werden davon natürlich noch zu reden haben.

Die Erklärung der grossen Unterschiede unserer Angaben ist meiner Ansicht nach nur darin zu suchen, dass Gegenbaur die Stadien der Anlegung der beiden differenten Teile der Zunge aneinander entgangen sind, da sie ja, wie ich ausführte, ausserordentlich rasch aufeinander folgen; ja als ich die Entwickelung der Zunge mit ihren Drüsen allein untersucht hatte, wie ich zu Anfang gethan, waren mir auch diese Dinge entgangen; erst bei

der Beachtung des Musculus genioglossus und bei der Durchforschung von Sagittalserien kam mir die richtige Erkenntnis.

Die von Gegenbaur mehrfach genannten Grübchen habe auch ich, wie gesagt, an dem Rande der primitiven Zunge gefunden, glaube aber nicht, dass diese mit Drüsenanlagen etwas zu thun haben. Wenn diese Krypten aber doch von anderer Seite als Anlagen von Drüsen aufgefasst werden sollten, dann kämen sie gegenüber der enorm viel grösseren Anzahl von Drüsen, die an dem „Mundbodenteil" der Zunge entstehen, gar nicht in Betracht, und müssten sich auch erst am letzten Ende der Zungenentwickelung zu Drüsen umwandeln, um den von den „Hauptdrüsen" freigelassenen kleinen Bezirk der Zunge allmählich anzufüllen.

Die von Gegenbaur beobachteten Sinnesorgane habe ich auf der primitiven Zunge bei Salamandra und Triton ebenfalls sehen können; sie sind in der ganzen Mundhöhle zu finden.

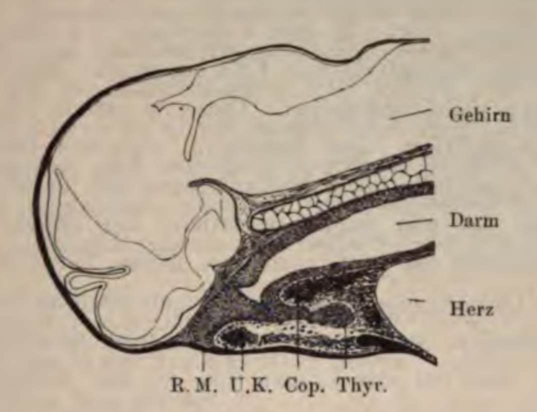
Meine Darstellung der Zungenentwickelung ist nun auch vom theoretischen Gesichtspunkt aus gut zu verwerten und für die Phylogenie des Organs von Bedeutung, ja sie fügt sich besser in die von Gegenbaur aufgestellte Hypothese hinein, als die von ihm selber gegebene Darstellung. Davon am Schluss der Arbeit mehr.

3. Verhalten der Rachenmembran.

Ehe wir zum folgenden Kapitel, der Beschreibung der Entwickelung der Muskulatur übergehen, ist es nötig, noch auf einen Punkt hinzuweisen, der für die Abstammung der Zunge und ihres Epithels von Bedeutung ist, auf den auch in der Litteratur mehrmals hingewiesen wurde. Es handelt sich nämlich darum, zu entscheiden, ob das Entoderm oder das Ektoderm das Epithel des Organs liefern, oder ob etwa beide Keimblätter sich daran beteiligen. Von ausschlaggebender Bedeutung zur

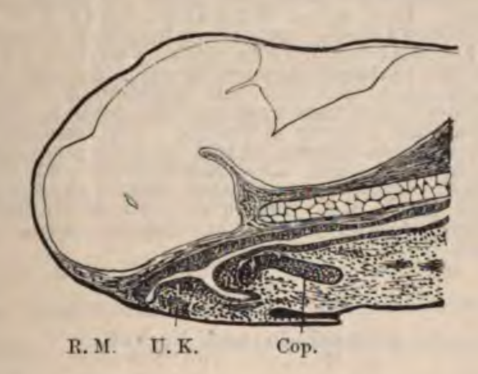
Sicherstellung dieser Frage ist die Anheftungsstelle der Rachenmembran am Unterkiefer. Alles, was oralwärts von dieser Stelle liegt, ist Ektoderm, alles, was aboral liegt, Entoderm. Für den „Zungenwulst" (Gegenbaur s. o. S. 550), der „der primitiven Zunge" entspricht, kann es gar keinem Zweifel unterliegen, dass er ursprünglich von Entoderm überzogen wird, denn vor ihm liegt die mediane Thyreoideaanlage, und vor dieser erst die Rachenmembran. Goette (74) nimmt deswegen auch an, und Gegenbaur folgt ihm darin, dass die Zunge des ausgebildeten Tieres von Entoderm überzogen werde. Da wir nun aber gesehen haben, dass noch ein Bezirk des Mundbodens zur Zungenbildung verwendet wird, so ist für diesen noch die Lage zur Rachenhaut genauer zu bestimmen: dazu dienen die beiden Medianschnitte von Tritonenlarven, die in Textfigur 8 und 9 wiedergegeben sind. Sie stellen zwei kurz aufeinanderfolgende Stadien dar. In dem jüngeren von beiden (8) liegt unter der Chorda dorsalis und dem Gehirn das Darmrohr, dessen dotterhaltige Zellen durch ihre stark glänzenden Körnchen im Präparat noch viel deutlicher sind als in der Abbildung. Dieses Darmrohr besitzt zum grössten Teil ein breites Lumen, das bis kurz vor die Copula des Kiemenapparates reicht, die hier schon wulstartig vorspringt und auch schon die Anlage des Skelettsystems enthält (Cop.). Nach vorn von diesem Lumen liegen die beiden Wände des Darmrohrs dicht aneinander und bilden dort einen soliden Pfropf, der auch auf keinem anderen Schnitt der Serie ein Lumen enthält. Von diesem Pfropf erstreckt sich ein Zellstrang, der ebenfalls zweifellos aus Entoblastzellen besteht, unter die Copula ziemlich weit hinunter und endet aboralwärts mit einer kolbigen Verdickung.

Dies ist natürlich die weiterhin in zwei Gipfel auslaufende, mediane Thyreoideaanlage. Ein kleiner Zipfel des Darmlumens erstreckt sich noch nach dieser Drüsenanlage hin. Der Entoblastpfropf reicht oralwärts bis über den Unterkiefer hin an das



Textfigur 8.

Medianschnitt durch den Kopf einer ca. 7,5 mm langen Larve von Triton cristatus. Das Bild zeigt noch keine eigentliche Rachenmembran, sondern am vorderen Ende des Darmrohres nur einen soliden Zapfen, von Entodermzellen, der bis an das hier mit einer schwarzen Linie gezeichnete Entoderm reicht. Die dem Entoderm angehörigen Zellen zeigen noch deutlich die Dotterkörnchen, und sind im Bilde fein punktiert. Der Wulst über der Copula des Branchialapparates ist schon deutlich nach vorn abgerundet, unter ihm liegt die mediane, unpaare Thyreoideaanlage (Thyr.). Cop. Copula des Visceralskelettes. U. K. Unterkieferknorpelanlage. R. M. Stelle der zukünftigen Rachenmembran. Das Gehirn ist in Umrissen angedeutet unter ihm liegt die in ganzer Ausdehnung getroffene Chorda.



Textfigur 9.

Medianschnitt durch den Kopf einer etwas älteren ca. 8 mm langen Larve von Triton cristatus. Das Vorderdarmrohr hat in ganzer Ausdehnung ein Lumen, der vorn liegende Pfropf ist geschwunden und eine dünne einzellige Schicht stösst an das ebenfalls schwarz gezeichnete Ektoderm. Im Unterkiefer und in der an der Unterseite schon wesentlich freier gewordenen primitiven Zunge sind die Knorpelstücke schon deutlicher abgegrenzt. Die mediane Thyreoideaanlage ist nicht mehr zu sehen. Gehirn ist ebenfalls nur im Umriss gezeichnet.

Bezeichnung wie vorher.

schwarz gezeichnete Ektoderm heran, das dort keine Einstülpung oder Einziehung zeigt. In dem Unterkiefer ist auch schon die Knorpelanlage deutlich (U. K.). Eine eigentliche Rachenmembran ist hier noch nicht vorhanden. Diese ist erst in dem nächsten Stadium (9) sichtbar. Das Entoderm, das das Darmrohr bekleidet, hat ebenfalls noch die Dotterkörnchen in seinen Zellen. Das Lumen ist viel enger geworden; die Copula des Hyobranchialskelettes ist jetzt auch von unten her frei geworden, indem das Lumen, das dorthin im vorigen Stadium einen kleinen Zipfel vorsandte, weiter unter sie (ventral) hinuntergewachsen ist. Nach vorn ist das Lumen bis an das Ektoderm vorgewachsen und berührt dies in einfacher Zelllage; jetzt ist also die typische Rachenmembran gebildet, die am vorderen Rande des Unterkiefers festgeheftet ist. Nun kann es auch gar keinem Zweifel mehr unterliegen, dass die Zunge vollständig von dem Entoderm mit Epithel versehen wird, denn nicht nur die primitive Zunge, sondern auch das vor ihm gelegene bis zum Unterkiefer reichende Mundhöhlengebiet liegt innerhalb der Rachenmembran. Die alte Angabe, dass die Urodelenzunge vom Entoderm überzogen werde, besteht also zurecht, auch nach der von mir gegebenen Darstellung, die ja wesentlich von den älteren abweicht. Von Salamandra standen mir keine Embryonen mit Rachenmembran zu Gebote, man wird aber wohl auch dort mit prinzipiell ähnlichen Zuständen rechnen können.

4. Muskeln und Nerven.

Die Entwickelung der Muskulatur der Zunge von Urodelen hängt so innig mit den oben geschilderten Vorgängen der Formentwickelung zusammen, dass aus der Betrachtung der bisherigen Textfiguren schon ohne grosse Schwierigkeit eine Vorstellung über deren Verlauf gewonnen werden kann.

Auf die Einzelheiten der Muskulaturentwickelung, die zu den teilweise komplizierten Apparaten der ausgebildeten Zunge hinführen, wie sie unter anderen von Prinz Ludwig Ferdinand von Bayern und von Wiedersheim bei erwachsenen Tieren beschrieben sind, soll hier, so weit es möglich und nötig ist, ebenfalls eingegangen werden. Uns interessieren zunächst aber die Hauptmuskelmassen und die Art, wie sie zur Zunge gelangen.

Der Muskel, der bei weitem zuerst Beziehungen zur Zunge gewinnt, ist der Musculus genioglossus. Auf ihn wurde oben schon kurz hingewiesen.

Schon bei einer Larve von 22 mm Länge ist die Anlage dieses Muskels vorhanden. Wenn man bei diesem Tiere (namentlich an Sagittalschnitten ist dies Verhältnis ausserordentlich leicht zu sehen) die Unterkiefergegend durchmustert, dann sieht man dorsal (also gegen die Mundhöhle hin) von dem Ansatz des Musculus geniohyoideus einen nach dem Unterkieferknorpel spitz zulaufenden, nach der Mundhöhlenschleimhaut verbreitert endenden Zellhaufen liegen. Bei genauerem Zusehen bemerkt man, dass die der Mundschleimhaut zugewendete Partie nur aus Zellen besteht, die einigermassen in Reihen angeordnet sind und strahlig von dem Unterkieferknorpel nach der Mundhöhle zu verlaufen. Die Partien, die dem schon deutliche Muskelfasern aufweisenden Musculus geniohyoideus anliegen, zeigen einzelne feine Fäserchen, die aussehen, als strahlten Fasern dieses Hauptmuskels in die Mundschleimhaut aus. Eine Grenze zwischen den zum Kiemenapparat ziehenden und den zum Mundboden gehenden Fasern, ist nicht zu erkennen. Die Anlage des Musculus genioglossus ist hier nur ein Teil des Musculus geniohyoideus; und zwar ein Teil, der nur ganz wenige Fasern besitzt und fast ganz aus Zellen besteht. Diese Thatsache zusammen mit dem Umstand, dass die Ausbildung von wohl charakterisierbaren Muskelfäserchen in der Richtung von

dem Musculus geniohyoideus aus nach dem Mundboden hin zunimmt, wie die Beobachtung älterer Stadien lehrt, lässt wohl keinen Zweifel darüber aufkommen, dass die Anlage des Genioglossus als Abspaltung des Geniohyoideus aufzufassen ist, wie die vergleichende Anatomie ja auch bestätigt hat.

Bald verliert nun diese Muskelanlage den innigen Zusammenhang mit dem Ursprungsmuskel, wie die Textfig. 1 deutlich zeigt. Die Differenzierung der Zellreihen und Haufen geht in der weiteren Entwickelung sehr langsam vor sich, denn die Figur ist einem Stadium von 50 mm Länge entnommen, und immer noch bestehen Teile der Muskelanlage nur aus Zellen, namentlich in dem Abschnitt, der der Mundschleimhaut nahe liegt.

Allmählich breitet sich dieser Muskel, indem die Fasern immer mehr zunehmen, fast unter dem ganzen Drüsenfeld aus, das vor der „primitiven Zunge", zwischen ihr und dem Unterkiefer gelegen ist. Davon geben die schematischen Textfigg. (15a—c) eine Vorstellung, wie auch von der weiteren Entwickelung des Muskels, der zunächst durchaus dem Schicksale des Drüsenfeldes folgt, das oben ja genau beschrieben ist. Es ist wohl überflüssig zu erwähnen, dass dieser Muskel natürlich paarig, also auf jeder Seite des Tieres zu beobachten ist; während aber in frühen Stadien, wie namentlich deutlich Querschnitte lehren, eine mittlere, von diesen Muskeln freie Gegend vorhanden ist, kommen später die Muskeln zur Zunge hin konvergierend zusammen, und verflechten sich in der ausgebildeten Zunge so, dass dort auch die Medianebene nicht frei von diesen Fasern ist.

Während das Drüsenfeld allmählich zur Zunge wird, und sich an die primitive Zunge anlegt, ist noch ein Stadium zu erwähnen, das für diesen Muskel bedeutungsvoll ist.

In der Textfigur 5 ist noch, wie oben erwähnt, die vordere Grenze der „primitiven Zunge" zu sehen, dort hören auch die Fasern des Musculus genioglossus auf, ja viele zeigen gerade

an der Stelle eine Teilung in sekundäre Fäserchen. Zunächst ist ihnen hier Halt geboten. Diese Endigung in dem dort gelegenen Bindegewebsstrang ist von besonderem Interesse, weil hiermit an Verhältnisse angeknüpft werden kann, wie sie beim erwachsenen Tier beobachtet und beschrieben sind (Prinz Ludwig Ferdinand von Bayern [84], Holl [86], Walter [87]). Es scheint angebracht, auf diese Thatsachen hier, weil sie wahrscheinlich von prinzipieller Bedeutung sind, des näheren einzugehen. Zugleich möchte ich bemerken, dass sich die folgenden Beobachtungen auf Salamandra maculosa beziehen, von der in der Litteratur die genauesten Angaben niedergelegt sind.

Beim erwachsenen Tier verhält sich der Genioglossus ganz ähnlich, wie er bis jetzt bei den Larven beschrieben wurde. An der Vereinigungsstelle der beiden Unterkiefer entspringt ein paariger Genioglossus. Die Muskelfasern „beginnen dann ihre fächerförmige Ausstrahlung, und zwar, nachdem dieselben eine Bogenlinie über dem vorderen kleinen Zungenbeinhorn oder dem Basibranchiale zurückgelegt haben, in der Richtung gegen die Zungenschleimhaut und in der ganzen Breite der Zunge" (Prinz Ludwig Ferdinand). Ein Teil der Fasern „strebt dem Sternoglossus entgegen und findet an der Sehnenplatte des Muskels (s. u.) ihre fixen Punkte. Aber nicht nur an dieser, sondern auch an den kleinen Zungenbeinhörnern selbst sind eine Anzahl Bündel angeheftet" .... An diesem Muskel ist „noch eine andere interessante Anordnung hervorzuheben, welche darin besteht, dass die Ausstrahlung des Muskels zwischen den langgestreckten Drüsencylindern der Schleimhaut erfolgt. Fast so weit das Drüsenlager auf die Zunge ausgedehnt ist, begeben sich die einzelnen Muskelzüge zwischen die Drüsen und umschlingen dieselben derart, dass ein sagittal gestelltes Fachwerk zu stande kommt, welches fast zwei Drittel der Höhe der Drüsencylinder umgiebt. Die hinteren Enden dieser sagittal gestellten Muskelplatten gelangen, nachdem sie sich zwischen den Drüsenschläuchen

durchgedrängt haben, gegen die sehnige Lamelle des Musculus sternoglossus, an welcher sie ihre Fixation finden".

Nach der bei Larven gegebenen Schilderung endete im zuletzt beschriebenen Stadium die Fasermasse des Genioglossus zwischen den Drüsenanlagen und im Bindegewebe; es fehlt zur vollständigen Ähnlichkeit mit dem Zustand des erwachsenen Tieres nur noch, dass das Bindegewebe der Sehne des Sternoglossus angehört, und dass der Genioglossus an Knorpelstücken ansetzt. Letzteres habe ich an dem Objekt selber noch nicht beobachten können, aber es macht wohl keine Schwierigkeit, sich nach Analogie mit ähnlichen Vorgängen anderer Muskeln eine Vorstellung davon zu machen, wie einige Muskelfasern an dem Skelett den Ansatzpunkt gewinnen. Über den ersten Punkt können wir nur urteilen, wenn wir näheres über den zweiten Zungenmuskel in Erfahrung gebracht haben.

Der Musculus sternoglossus oder hyoglossus, auf dessen gesamte Ursprungsverhältnisse ich nicht näher einzugehen brauche, da über ihn in der genannten Litteratur sehr genaue Angaben vorliegen, und von dem uns hier doch im wesentlichen nur die Beziehungen zur Zunge selbst interessieren, kommt erst ganz am Schlusse der Zungenentwickelung zur Ausbildung. So lange das Hyobranchialskelett in der für die Larven typischen Form besteht, endet er an den aboralen Seiten der Knorpelstücke und hat auch an dem dicken Schleimhautwulst der primitiven Zunge gar keinen direkten Anteil: sie ist ganz frei von Muskulatur, wie die Zunge der Fische.

Gegenbaur hat auch schon darauf aufmerksam gemacht, dass ganz am Ende der Metamorphose erst Muskeln in die Zunge von hinterher einstrahlen. Das kann ich nach meinen Beobachtungen durchaus bestätigen, die klarlegen, dass dann erst, wenn die definitive Zunge aus den beiden Anteilen gebildet ist, zugleich mit der Umwandlung des Hyobranchialskelettes Muskelfasern von dort her in die Zunge gelangen. Da mir nun

eine Reihe von älteren Stadien fehlen, um lückenlos die ganze weitere Entwickelung dieses Muskels zu verfolgen, wollen wir zunächst den fertigen Muskel betrachten, um dann zu versuchen, an der Hand der vorliegenden entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen ein Bild von seiner Entstehung zu bekommen.

Die Fasern, die als Sterno- oder Hyoglossus in die Zunge gelangen, enden zum grossen Teil an einer Sehnenplatte, die dicht unter der Drüsenschicht der Zunge gelegen ist. An dieser Sehnenplatte setzen zahlreiche Fasern des Genioglossus an, wie oben erwähnt. Nach Holl gehen von dieser Sehnenplatte auch einige Bündel nach vorn und vorn seitlich, um sich mit Fasern des Genioglossus an den Drüsen zu verflechten, wie ich bestätigen kann. Ein anderer Teil von Fasern geht unter dem Zungenbein schleuderförmig nach oben hinten umbiegend zum hinteren Rande der Zunge.

Die Darstellung lässt ersehen, dass im ganzen verhältnismässig wenig Muskelfasern von hinten in die Zunge strahlen. Nach dem, was ich an meinem Material beobachten konnte, muss ich die Entwickelung dieses Muskels so darstellen: Nach der Auflösung des festen Gefüges des Hyobranchialskelettes gelangen Fasern des Sternoglossus in die Zunge und zwar zunächst, da wir sie uns von hinten nach vorn vorwachsend denken müssen, an die Grenzschicht, die die primitive Zunge von jenem Drüsenfelde auch jetzt noch als bindegewebiger Strang trennt. An diesem sich verdichtenden Bindegewebe setzen sich Muskelfasern an und bilden so diesen Strang in die mehrfach erwähnte sehnige Platte um. Damit wäre die Entstehung dieser eigenartigen Sehne und zugleich auch die Thatsache erklärt, dass an dieser Sehne Fasern des Genioglossus ansetzen, der ja mit seinen Fasern an dem trennenden Zellstrang endet (cf. Textfigur 5). In die seitlichen Teile der Zunge wachsen die oben erwähnten schleuderförmigen Züge hinein, um sich mit den dort vorhandenen Genioglossusfasern zu verflechten. Damit wäre

auf plausible Weise das Verhalten des Musculus sternoglossus in der Zunge klargelegt. Allerdings muss ich bemerken, dass ich die einzelnen Vorgänge nicht successive an den Präparaten verfolgen konnte, so dass ich z. B. nicht mit Sicherheit angeben kann, ob der ganze trennende Zellstrang in der sehnigen Platte aufgeht, oder, was mir wahrscheinlicher ist, nur sein mehr dorsal gelegener Abschnitt. Immerhin darf ich doch sagen, dass ich nach meinen Beobachtungen an Salamanderlarven, zu denen noch ähnliche, die ich bei Tritonenlarven gemacht habe, hinzukommen, mich berechtigt glaube, diese Entstehungsweise zu vertreten. Recht gut harmoniert mit meiner Darstellung die Angabe von Holl: „In die Papillen des hinteren Teiles der Zunge hinein treten keine Bündel des Sternohyoideus (respektive Sternoglossus), so dass die Papillen der Zunge in der Mitte des hinteren Anteiles nicht kontraktionsfähig sind, sondern mehr weniger starre Gebilde repräsentieren". Und „Aus dem Angeführten geht hervor, dass der mittlere Anteil des hinteren Feldes der Zunge mit seinen Drüsen und Papillen zur Muskulatur in keiner direkten Beziehung steht, und als sehniger Teil der Zunge dem fleischigen grösseren gegenüber gestellt werden könnte. Die Anordnung der Muskulatur und der sehnigen, bindegewebigen Grundlage der Zunge ist im Zusammenhange mit dem verschiedenen Aussehen der Zungenoberfläche". Dieser muskelarme Teil ist eben der Rest der primitiven Zunge, die darin ihren alten Zustand bewahrt hat, dass sie auch jetzt noch der Muskeln entbehrt, da diese an ihr vorbei ziehen, oder nur an ihrem bindegewebigen Inneren ansetzen.

Ganz wenige Worte wären noch anhangsweise den Nerven zu widmen, über die wir, so weit sie sich auf die Drüsen beziehen, von Gaupp genau unterrichtet sind. In die Zunge tritt der ursprünglich im dritten Schlundbogen liegende N. glossopharyngeus, der allmählich mit der Ausbildung der definitiven Zunge zu den Drüsen und den Sinnesorganen vorwächst,

— als einziger sensibler Ast, der zugleich die Drüsen versorgt. Nervus trigeminus und facialis verteilen sich nur am lateralen Rande des Mundbodens. Für die Muskeln ist natürlich der N. hypoglossus der einzige, der in Betracht kommt, der von hinten her in den Sternoglossus und den Geniohyoideus geht, von dessen vorderem Rande er dann einen dorsal verlaufenden Ast zum Musculus genioglossus schickt. Weitere Einzelheiten habe ich nicht verfolgt.

5. Knorpel.

Betreffs der Verhältnisse des Knorpelskelettes der besprochenen Gegend bei jüngeren Larven sind meine Angaben zum grossen Teil mit den zahlreichen Beschreibungen, wie sie in Handbüchern (Gegenbauer, Wiedersheim etc.) und in Einzeldarstellungen (J. G. Fischer (64), Walter [87]) gegeben sind, in Übereinstimmung.

Tafelfigur 4 und 5 geben die Ansicht eines Unterkiefers und des Hyobranchialskeletts einer Larve von Salamandra maculata von ca. 29 mm Länge, die aber ganz kurz vor der Geburt stand, ventral und dorsal gesehen nach einer Plattenrekonstruktion.

Bemerkenswert scheint hier das Verhalten der Copula. An diese treten vorn seitlich die beiden ganz kurzen Hypohyalia, an ihre dorsale Seite die Hypobranchialia des vierten Visceralknorpels heran, während die des dritten Visceralknorpels an die ventrale Seite herankommen, da wo der sogenannte Zungenbeinstiel (Fischer) von der Copula entspringt.

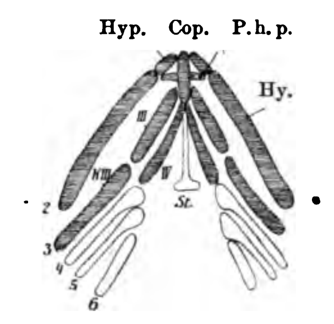
Dadurch ist die Copula von hinten etwas ausgehöhlt und nimmt in dieser Vertiefung Teile der hypobranchialen Muskulatur auf, wie man es an Sagittalschnitten von Larven oft beobachten kann. Während das Hypohyale jederseits recht kurz ist, sind die Hypobranchialia der dritten und vierten Vis-

ceralbogenknorpel sehr lang. An diese setzen sich dann die Keratobranchialia an. Das Keratobranchiale des vierten Bogens hat beim Ansatz an das Hypobranchiale eine starke Verdickung, an die sich das Keratobranchiale V anlegt, das ebenso wie das sechste kein isoliertes Hypobranchiale besitzt. Die Verhältnisse bei Salamandra sind ausserordentlich ähnlich denen von Triton, wie ich mich an einer Rekonstruktion überzeugt habe, nur das aborale Ende des Basibranchiale, das bei Salamandra deutlich zwei seitliche Zipfel zeigt, ist bei Triton mehr keulenförmig abgerundet. So hält sich der Zustand des Visceralknorpelskelettes ausserordentlich lange, eben bis zur Metamorphose.

Ein Skelett von einer Salamanderlarve von 50 mm Länge scheint mir recht bemerkenswert. Dies ist in der Rekonstruktion in Tafelfigur 6 wiedergegeben. Der Unterkieferknorpel ist fortgelassen; man sieht zur Copula die zweiten, dritten und vierten Visceralbogen in derselben Gliederung wie im vorigen Bilde ziehen. Ausserdem ist aber auf der linken Seite auch noch ein kleines spitzes, aus hyalinem Knorpel bestehendes Gebilde zu bemerken, das in der Richtung zur Copula hin verläuft, ohne sie allerdings völlig zu erreichen; diese Spange gehört dem fünften Visceralknorpel an und ist von dem hinteren kiementragenden Teil deutlich abgegliedert.

Da, wo oralwärts der hyaline Knorpel aufhört, ist noch auf eine kleine Strecke hin ein Bindegewebszug nach vorn zu verfolgen, aber nicht bis ganz zur Copula hin. Auf der rechten Seite ist nichts davon zu sehen, selbst nicht ein Bindegewebszug, der dieselbe Bedeutung haben könnte, wie dieser linke kleine Knorpel, der zweifellos als rudimentäres Hypobranchiale (des fünften Bogen) aufzufassen ist. Ob derartige rudimentäre Knorpel öfter vorkommen, konnte ich weder bei meinem zu derartiger Entscheidung natürlich geringen Material feststellen, noch nach ähnlichen Befunden der Litteratur schliessen. Jedenfalls ist das ein Vorkommnis, das auf primitivere Verhält-

nisse hinweist, als wir sie sonst bei den Urodelen zu finden gewohnt sind. Besonders interessant wird diese hier wahrscheinlich als Varietät zu deutende Bildung dadurch, dass nach den Untersuchungen von J. G. Fischer bei Perennibranchiaten zuweilen ebenfalls rudimentäre Hypobranchialia gerade an dieser Stelle zu finden sind. Am deutlichsten zeigt ein solches Knorpelstückchen, das von Fischer als Ventralsegment bezeichnet wird, seine Abbildung von Menopoma (junges Tier). Aber auch Amphiuma und Menobranchus haben im ausgebildeten Zustand



Textfigur 10.

Schematische Zeichnung der Umwandlung des Hyobranchialskeletts in den bleibenden Zungenbeinapparat bei Salamandra. Die arabischen Zahlen bezeichnen die Visceralbogen. Die schraffierten Teile bleiben bestehen, die leer gelassenen gehen zu Grunde, die punktierten bilden sich neu. Hyp. Hypohyale (Proc. hyoideus ant.), P. h. p. Processus hyoideus posterior, Hy. Keratohyale, III Hypobranchiale III, IV Hypobranchiale IV, K. III Keratobranchiale III, St. Zungenbeinstiel (aboraler Fortsatz des Basibranchiale), Cop. Copula.

Vergrösserung ca. 1:6.

derartige entsprechende Teile. Fischer sagt auch, dass dieses Knorpelstückchen an die mediale Seite des Hypobranchiale des vierten Visceralbogens angeheftet ist; dafür finde ich bei meinem Exemplar auch ein Analogon, indem vom dorsolateralen Rande, nahe an der Spitze des besagten Knorpels sich wenige dünne Bindegewebsbündel an die mediale Seite des Hypobranchiale des vierten Visceralbogen heranbegeben.

Die Ausbildung dieses Skelettes zu dem bleibenden Zungenbein hat uns nun namentlich noch in seinem vorderen Teile zu beschäftigen.

Zunächst sei kurz zusammengestellt, was von dem Skelett der Salamanderlarve beim erwachsenen Tiere erhalten bleibt. Der grösste Teil der Copula bleibt bestehen, nur seine stielförmige aborale Fortsetzung bildet sich fast vollständig zurück. Die Hypohyalia und die Keratohyalia bleiben bestehen, verlieren aber insofern ihren Zusammenhang, als das Hypohyale mit der Copula verbunden bleibt, während das Keratohyale sich von jenem ablöst. Die Hypobranchialia des dritten und vierten Bogens bleiben erhalten, ebenfalls das Keratohyale III, an dessen verbreitertes mediales Ende sich das Hypobranchiale IV anlegt. Die Keratobranchialia IV, V, VI bilden sich zurück. Bei Salamandra sind nun am oralen Ende des Zungenbeines des ausgewachsenen Tieres kleine Knorpelstückchen beschrieben, auf die wir noch unser Augenmerk zu richten haben. An der dorsalen Seite der Copula liegen je zwei seitliche ganz feine Knorpelstäbchen, die entfernt von einander medial entspringen und lateral hin konvergieren, sodass ihre freien Enden dicht aneinander stossen. Beide ragen in die Zunge hinein und bei der Besprechung der Muskulatur wurde schon erwähnt, dass Zungenmuskelfasern an ihnen inserieren. Der oral gelegene Knorpelstab wird Processus hyoideus anterior, der aborale Processus hyoideus posterior genannt. Über ihre Entstehung weichen die Angaben der Litteratur von einander ab. Gegenbaur macht darüber keine positiven Angaben. Walter bezeichnet diese beiden Knorpelstäbchen als Hypohyalia.

Wir sahen, bei der Larve besteht ein Hypohyale auf jeder Seite, woher sollen nun plötzlich zwei auftreten? Eine Teilung, die an sich schon unwahrscheinlich ist, findet nicht statt. Vielmehr habe ich durch sorgfältiges Studium bei älteren Larven feststellen können, dass der Processus hyoideus anterior das etwas verlagerte Hypohyale ist. Es ist wohl denkbar, dass dieses Knorpelstückchen, das locker mit dem Kera-

tohyale verbunden ist, durch den Muskelzug frontal gestellt wird und seine Verbindung mit jenem seitlichen Knorpel aufgiebt, während es mit der Copula dauernd verbunden bleibt. Bei fast ausgebildeten Tieren habe ich immer noch einen bindegewebigen Zusammenhang mit dem Keratohyale konstatieren können, der bei älteren undeutlicher wird, aber wohl nie ganz schwindet. Nun bliebe noch der Processus hyoideus posterior. Für diesen ist beim Hyobranchialskelett offenbar kein Material vorhanden, denn ich sehe bei einer Larve von Salamandra atra und maculata an der dorsalen Seite der Copula je ein kleines Knorpelstückchen entstehen, das ziemlich genau in der Mitte zwischen dem Ansatz des Hypohyale und des Hypobranchiale des dritten Bogens mit der Copula eng durch Bindegewebe vereint ist. Der Gedanke, dass dies Knorpelchen etwa ein abgelöstes Stück dieses Hypobranchiale sein könnte, ist wohl deswegen schon von der Hand zu weisen, weil jenes ja an der ventralen Seite der Copula inseriert, wie wir oben gezeigt haben. Es bleibt also nichts anderes über, als anzunehmen, dass wir es hier mit einem neu aufgetretenen Knorpel zu thun haben, der dann erst sich bildet, wenn die Zunge fertig ist. Ob wir hier Anklänge an niedere Formen vor uns haben, ist recht ungewiss; ich habe keine derartigen Beziehungen finden können.

Wenn das Knorpelstück phylogenetische Bedeutung hat, dann müsste es, nachdem es lange verloren war, hier neu wieder auftreten, um sich in den Dienst des neuen Organes — der Zunge zu stellen. Dann hätten wir einen prinzipiell wichtigen Vorgang vor uns, der für die Zungenentwickelung überhaupt von nicht zu unterschätzender Bedeutung wäre. Vorläufig können wir wohl nicht viel mehr thun, als diese an sich auffallende Thatsache zu registrieren, deren Deutung uns vielleicht eine genauere Kenntnis der Ontogenie niederer Formen verschaffen kann.

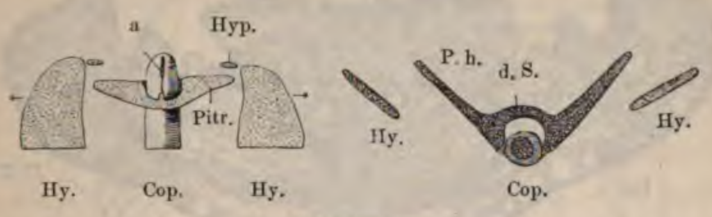
Noch komplizierter liegen die Verhältnisse bei Triton.

Zunächst wollen wir auch hier den Zustand des erwachsenen Tieres betrachten. Die Litteraturangaben scheinen darüber einig zu sein, dass Triton nur je einen derartigen kleinen in die Zunge hineinragenden Fortsatz hat. Das ist aber nicht richtig, wie ich mich an einem Triton überzeugen konnte, dessen Mundboden in toto in Querschnittserien zerlegt wurde.

Ich finde nämlich bei diesem Exemplar ein ganz minimales, hyaline Knorpelsubstanz enthaltendes Stückchen oralwärts und etwas ventral von dem wohl entwickelten anderen Processus hyoideus der Litteratur. Es liegt dort fast ganz isoliert, ohne deutliche Verbindung mit der Copula — ist dagegen durch einen bindegewebigen Strang mit dem medialen Ende des Keratohyale vereint. Dadurch ist ganz unzweifelhaft erwiesen, dass wir hier das sehr rudimentär gewordene Hypohyale vor uns haben, das anders wie bei Salamandra die Verbindung mit der Copula verloren hat, die mit dem Keratohyale dagegen noch erkennen lässt. Wir dürfen allerdings dieses Knorpelstück nicht Processus hyoideus anterior nennen, denn es ist eben kein Fortsatz des Zungenbeines, wenn es auch diesem Gebilde bei Salamandra vollkommen entspricht. Wir bezeichnen es wohl am zweckmässigsten als Hypohyale, wie der Processus hyoideus anterior von Salamandra wohl auch am besten genannt werden dürfte. Am Ende der Metamorphose haben alle Tritonen wirklich einen Processus hyoideus anterior, wie ich mich an mehreren Rekonstruktionen überzeugen konnte (cf. auch Tafelfigur 7), der noch mit der Copula zusammenhängt, während er die Beziehung mit dem Keratohyale nur durch einen Bindegewebsstrang aufrecht hält.

An ganz ähnlicher Stelle der dorsalen Seite der Copula sehen wir nun den eigentlichen Processus hyoideus (posterior) bei dem erwachsenen Triton entspringen. Aber er hat eigentümliche Besonderheiten bezüglich seines Ursprunges aufzu-

weisen. Er entspringt nämlich jederseits mit zwei Wurzeln. Die ventrale Wurzel entspringt lateral jederseits an der Copula, die dorsalen Wurzeln entspringen von einem kleinen medianen, dorsal von der Copula isoliert liegenden Knorpelstückchen, sodass dort die beiden Processus eine Knorpelspange vereinigt. Die Textfiguren 11 und 12, die etwas schematisiert eine dorsale Ansicht des oberen Endes des Zungenbeinapparates und einen Querschnitt des Processus hyoideus zeigen, werden das eben Gesagte wohl veranschaulichen. Die Copula, die schon verknöchert ist, ist in 12 kreisrund; mit ihr sind bindegewebig die ventralen



Textfigur 11.

Schematische Zeichnung des oralen Teiles des Zungenbeinapparates von Triton (erwachsen), von der dorsalen Seite her vergrössert wiedergegeben; (zur Demonstration der dorsalen Knorpelspange, die die betreffenden Wurzeln der Processus hyoidei (posteriores) (P. h.) verbindet und des kleinen isoliert liegenden, im Text beschriebenen Knorpelstückchen a.) Hy. die Keratohyalia', Hyp. Reste der Hypohyalia. Cop. Copula. Die Pfeile deuten ungefähr die Stelle an, wo der danebenstehende Querschnitt geführt ist.

Textfigur 12.

Querschnitt des nebenstehenden oberen Teiles des Zungenbeinapparates von Triton (erwachsen), etwas schematisch. Sehr deutlich sind hier die beiden Wurzeln der Processus hyoidei. Die ventrale ist bindegewebig mit der Copula verbunden, die dorsalen sind durch eine Spange vereint (d. S.). Hy. Keratohyalia. Der Knochen ist schraffiert. Die übrige Masse ist hyaliner Knorpel.

Vergrösserung ca. 1 : 15.

Wurzeln der Processus verbunden, während ihre dorsalen Wurzeln die oben liegende einheitliche Knorpelspange liefern.

Oben wurde erwähnt, dass diese dorsalen Wurzeln von einem medianen Knorpelstückchen entspringen; das ist insofern richtig, als von der medianen Stelle der Knorpelspange noch in der Serie ein fast 0,5 mm langes, rundes Knorpelstäbchen zu verfolgen ist, das oralwärts reicht und auch vollkommen isoliert von der Copula liegt. Dies setzt sich weiter oralwärts

in einen bindegewebigen Strang fort, der nach kurzer Zeit wieder in ein Knorpelstückchen übergeht, das bis an das vordere Ende der Copula reicht (cf. Textfigur 11). Dieses orale Knorpelstückchen ist in der Textfigur 13, die uns zugleich ein Bild von der ganzen Tritonenzunge giebt, und zur Ergänzung der oben gegebenen Abbildungen dient, dorsal von der Copula gut zu sehen. Ältere Larven zeigen nun, was beim erwachsenen Tier nicht mehr deutlich ist, dass die erwähnte dorsale Spange einen medianen unpaaren Knorpelkern enthält, der sich ursprüng-



Textfigur 13.

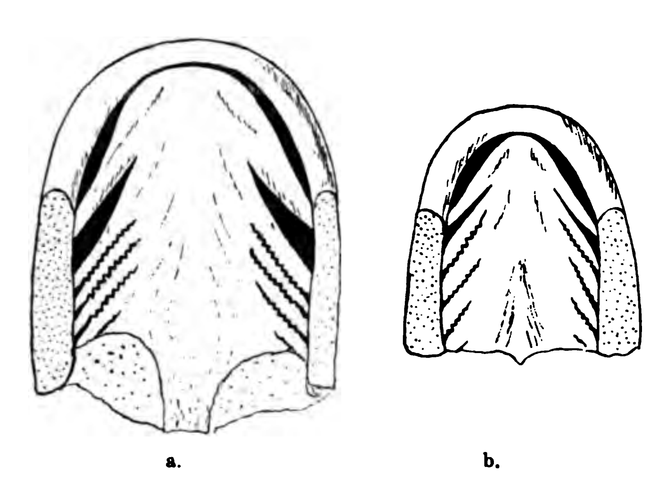
Querschnitt durch den vorderen Teil des Mundbodens mit der Zunge von Triton cristatus, zur Demonstration der Verteilung von Drüsen und Muskeln in der Zunge. Über der Copula (Cop.) liegt ein kleiner Knorpelquerschnitt, der dem in der Textfigur 11 mit a bezeichneten Stückchen entspricht. Neben ihm die an der Copula endenden Branchialmuskeln. Zwischen den Drüsen sind zahlreiche quer getroffene Muskelfasern. U. K. Unterkiefer. In der Haut sind zahlreiche Drüsen (Dr.).

Vergrösserung 1 : 19.

lich isoliert anlegt, und mit dem die dorsalen Wurzeln des Processus hyoideus erst sekundär verschmelzen (cf. Tafelfigur 7). Für die dorsalen Knorpelstäbchen, wie für die Processus hyoidei müssen wir wieder bemerken, dass hier das Gleiche gilt, wie für die Processus posteriores von Salamandra: es sind ganz am Ende der Larvenperiode neu auftretende Bildungen, deren Bedeutung unklar ist, die aber auch hier Beziehungen zur Zunge haben. Später werden wir, nach Kenntnis der Zungenentwickelung in der ganzen Wirbeltierreihe, auch darauf noch zurückzukommen haben.

B. Perennibranchiaten.

Im Anschluss an die Urodelen empfiehlt es sich, jetzt erst die Perennibranchiaten zu besprechen. Es standen mir eine Anzahl von älteren Larven und ausgewachsenen Tieren vom Axolotl zur Verfügung, die entweder makroskopisch präpariert oder auch in Serien zwecks mikroskopischer Untersuchung zerlegt wurden. Es ist nicht erforderlich, die einzelnen unter-



Textfigur 14.

a) Ansicht des Mundbodens eines jungen Siredon pisciformis. Hinter dem Unterkiefer die Zunge als Schleimhautüberzug der Copula des Hyobranchialskelettes.
Vergrösserung 1 : 2.
b) Ansicht des Muskelbodens einer jungen Tritonlarve, die primitive Zunge gut ausgebildet zeigend. Die Ähnlichkeit beider Bilder ist in die Augen springend.

Vergrösserung 1 : 6.

suchten Stadien ausführlich zu besprechen, da sie im wesentlichen dasselbe Resultat geben.

Die jüngste untersuchte Larve war 9,5 cm lang. Das Tier ist im Besitz einer Zunge, die vollkommen so gestaltet ist, wie die primäre Zunge der Urodelenlarven, also Fischzungencharaktere zeigt. Sie besteht aus der Copula des Kiemenapparates, die von Schleimhaut überzogen ist. An diese Copula treten die einzelnen

Visceralbogen in bekannter Weise heran, sodass also, abgesehen von der Grösse, kein ersichtlicher Unterschied zwischen der Urodelenlarvenzunge und der Perennibranchiatenzunge vorhanden ist; das wird auch klar an den gegenübergestellten Abbildungen der Zunge der genannten Tiere (Textfigur 14).

Beim Vergleich der weiteren Axolotllarven ergiebt sich, dass alle genau die ähnliche Zunge besitzen, und dass auch die des erwachsenen Tieres sich prinzipiell durchaus nicht von der soeben geschilderten Form unterscheidet. Wir können also sagen: dem Äusseren nach unterscheidet sich die Perennibranchiatenzunge sowohl bei Larven als auch beim ausgebildeten Tiere nicht von der primitiven Zunge der Urodelenlarven.

Es fragt sich nun aber: sind bei der genaueren Untersuchung auf Schnitten etc. nicht doch noch Unterschiede vorhanden? Auf die Entwickelung des Kiemenskeletts des näheren einzugehen ist hier nicht am Platze. Wir besitzen darüber sehr sorgfältige und genaue Angaben (Fischer) und ausserdem ist das mir zu Gebote stehende Material an Entwickelungsstufen nicht so reichhaltig und lückenlos, dass ich eine vollkommene Untersuchung anstellen konnte.

Was die Muskeln anbelangt, so ist weder bei den untersuchten Larven noch beim ausgewachsenen Tiere zu konstatieren, dass vom Zungenbein irgend welche Muskelfasern in die Zunge einstrahlen — also genau dasselbe Verhalten wie bei der primitiven Zunge der Urodelenlarven: ein Musculus hyoglossus existiert nicht. Die nächste Frage wäre nun nach dem Genioglossus. Bei den Urodelenlarven hat dieser Muskel durchaus keine Beziehung zur primitiven Zunge, sondern er breitet sich in dem Mundbodengebiet aus, das zwischen der primären Zunge und dem Unterkieferbogen liegt.

Genau so ist das Verhalten bei dem Axolotl — bei den Larven und bei dem erwachsenen Tier —; die Fasern des, soweit ich sehen konnte, ebenso wie bei den Urodelen sich ent-

wickelnden Muskels gehen zu dem bestimmten Gebiet des Mundbodens, einige allerdings auch zum Zungenbein, jedenfalls strahlt keiner in die Zunge ein (cf. auch Fischer). Der Genioglossus verdient hier seinen Namen nicht, denn er ist kein Zungenmuskel, sondern ein Mundbodenmuskel.

Drüsen besitzt die Zunge des Axolotl ebenso wenig, wie die primitive Zunge der Urodelenlarven.

Danach wäre also in der That die Ähnlichkeit der Urodelenlarvenzunge mit der der Perennibranchiaten (Axolotl) eine vollkommene. Wir haben nur noch unser Augenmerk auf die Drüsen zu richten, die bei den Urodelenlarven in der zwischen primärer Zunge und Unterkiefer gelegenen Region schon frühzeitig zu finden sind. Derartige deutlich tubulöse Drüsenschläuche, wie sie dort sehr zahlreich zu finden sind, habe ich beim Axolotl weder an den Larven noch am erwachsenen Tier finden können. Diese Thatsache ist überraschend, da sonst die Ähnlichkeit des Mundbodens der Urodelenlarven mit dem des Axolotl so überaus gross ist.

Nun liegen allerdings nach den Angaben von Pestalozzi (78), die ich für das ausgewachsene Tier bestätigen kann, am vorderen Rande des Mundbodens, am Unterkieferwinkel, papillenartige Bildungen, zwischen denen sich Krypten befinden. Wahre Drüsen können das kaum sein, da sich ihr Epithel genau so verhält, wie das des übrigen Mundbodens. Immerhin haben sie als einzige Bildungen, die wenigstens Ähnlichkeiten mit Drüsen zeigen, Beachtung zu beanspruchen, zumal da diese Krypten in der Medianebene des Mundbodens liegen und sich von da aus auf beiden Seiten etwas nach hinten eine Strecke weit verfolgen lassen. So nehmen diese papillen- und leistenartigen Erhebungen mit den zwischen ihnen liegenden Vertiefungen ein hufeisenförmiges Gebiet des Mundbodens ein, das die offene Seite des Hufeisens nach der primitiven Zunge hin kehrt.

Diese Bildungen habe ich der Form und Lage nach sehr schön an einem fast ausgewachsenen Exemplar vom Axolotl auf einer Querschnittserie des Unterkiefers mit Mundboden beobachten können. Krypten muss man die Vertiefung wohl nennen, da sie ganz niedrig und kaum so tief in die Schleimhaut des Mundbodens eingelassen sind, wie die Dicke des Epithels beträgt; man könnte sie wohl mit den ersten Anlagen von Drüsen vergleichen, da sie bei ihrem allerersten Auftreten auch kein Lumen haben. Von dem Gesichtspunkt aus betrachtet, gewinnen diese an sich recht unbedeutenden Bildungen, die sich topographisch ähnlich wie die ersten Anlagen der Drüsen auf dem Drüsenfelde der Urodelenlarven verhalten, doch einiges Interesse. Sie unterscheiden sich von den Bildungen jener Larven dadurch, dass sie sich nicht wie jene weiter ausbreiten und entwickeln, sondern als niedere Krypten bestehen bleiben, zweitens, dass sie nicht von dem Unterkieferrande durch eine tiefe Falte abgegrenzt sind, und drittens, dass sie mehr leistenartige Epitheleinsenkungen darstellen, nicht so ausgesprochene schlauchförmige Gebilde wie bei Salamandra. Trotz alledem wird sich jedem Beobachter der Vergleich mit den Zuständen der Urodelenlarven aufdrängen. Dazu kommt schliesslich noch, ein gewiss nicht unwichtiger Punkt, dass zu den kryptenartigen Formationen auch genau so wie zu dem Drüsenfelde von Salamandra etc. Portionen des Musculus genioglossus hintreten, die einzelne Fasern in die Leisten und Papillen jener Gegend einstrahlen lassen. Wenn wir nun meinten, wir hätten es bei beiden Klassen der Amphibien mit analogen Bildungen zu thun, dann wären weiterhin zwei Umstände zu bedenken. Es existiert die zuerst wohl von Boas ausgesprochene Hypothese, dass die Perennibranchiaten ein Beispiel für die in der Tierwelt weit verbreitete Neotenie wären und dass sie als geschlechtsreif gewordene Urodelenlarven anzusehen sind. Nehmen wir dies einmal als zu Recht bestehend an, dann könnten wir in

dem Falle, dass wir beim Axolotl wirklich Drüsenanlagen oder drüsenähnliche Gebilde hinter dem Unterkiefer haben, sagen: der Axolotl ist eine Larve von einem Urodel, die zu der Zeit aufgehört hat, sich progressiv weiter zu entwickeln, als die Larven eben die Anlagen von Drüsen auf dem vor der primitiven Zunge gelegenen Gebiete erhielten. Dann hätten sich diese Anlagen nicht weiter ausgebildet, sondern wären ebenso wie die Entwickelung des ganzen Tieres auf dem Larvenzustand stehen geblieben. Wie bei Salamander- und Tritonlarven diese Drüsen sich erst kurz vor dem Ende der Metamorphose anlegen, so treten sie beim Axolotl auch erst bei fast ausgewachsenen Tieren auf, denn ich habe eine allerdings nicht ganz vollständige Reihe von jüngeren Siredonlarven vergeblich auf diese Drüsen oder Krypten hin durchforscht.

Somit hätten wir ein Mittel gefunden, die Zeit zu bestimmen, zu welcher Urodelenlarven sich zu Perennibranchiaten umzuwandeln begannen: dann, wenn die ersten Drüsenanlagen deutlich werden.

Betrachten wir dagegen die Perennibranchiaten als Vorläufer der übrigen Urodelen, so dürften wir wohl auch jene Krypten als Vorläufer der Drüsen des Drüsenfeldes der Urodelen ansehen. Funktionell können die Krypten wohl mit Drüsen verglichen werden, denn die dort vergrösserte Schleimhautoberfläche wird doch auch nach Drüsenart mehr als die übrige Mundschleimhaut secernieren, aber nicht, wie wir das bei den Drüsen der übrigen höheren Urodelen nach der anderen Beschaffenheit der Zellen wohl mit Sicherheit annehmen dürfen, ein chemisch anders beschaffenes Sekret als die anderen Teile der Mundschleimhaut liefern.

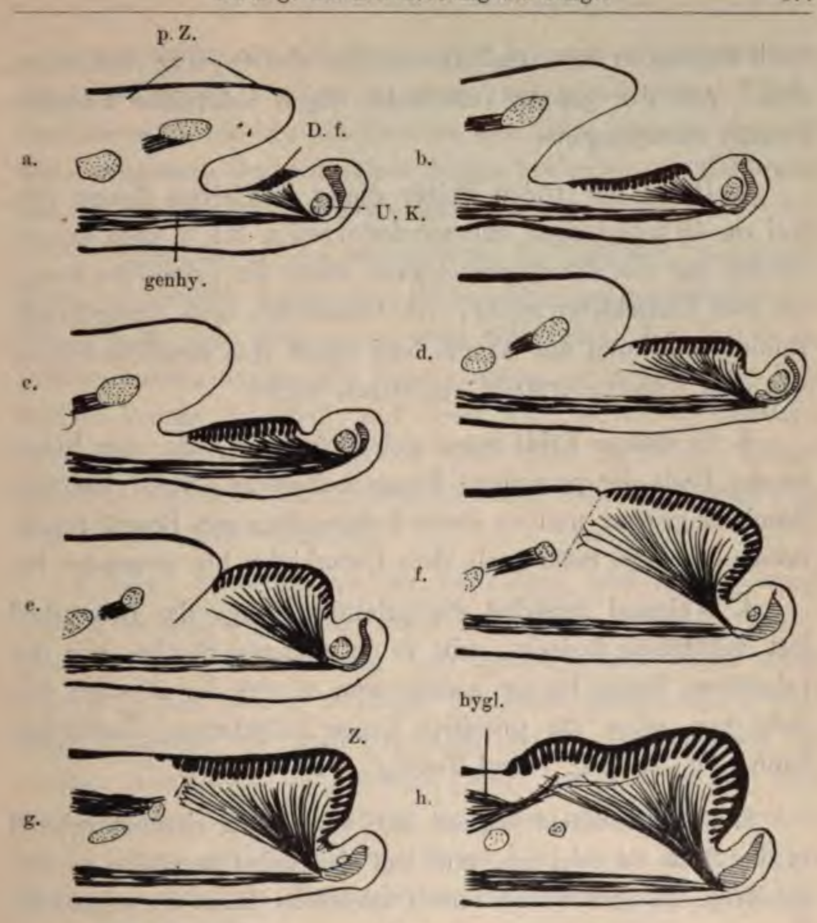
Dann müssten die veränderten Lebensbedingungen, unter denen sich die mehr (zum Teil ausschliesslich) auf dem Lande lebenden höheren Urodelen befinden, eine gewaltige Ausbildung und Umgestaltung der Drüsen, die später sogar Zungendrüsen

werden, herbeigeführt haben, denn hinsichtlich der Zunge unterscheiden sich die Perennibranchiaten sehr wesentlich von den übrigen Urodelen. Beweise für die eine oder die andere Theorie der Stellung der Perennibranchiaten im System bringt die Betrachtung der Zunge und deren Entwickelung natürlich nicht, man wird sie auch von diesem einen Organ kaum erwarten dürfen; die vorstehenden Erörterungen haben vielmehr nur den einen Zweck, die beobachteten Thatsachen im Hinblick auf jene Theorien zu besprechen. Nur dann hätten wir bei der Zungenentwickelung der Perennibranchiaten einen brauchbaren Beweis für die Theorie der Neotenie finden können, wenn wir bei ihren Larven deutliche Drüsenanlagen in ebenso grosser Anzahl, wie bei den Urodelenlarven gefunden hätten, die während der weiteren Ausbildung und dem weiteren Wachstum sich wieder zurückbilden; dann könnten wir sagen: die Perennibranchiatenlarven entsprechen zu dieser Zeit genau den Urodelenlarven, aber sie bilden die Organe (Zungendrüsen), die sie während ihres künftigen Lebens nicht brauchen, wieder zurück. Davon habe ich aber bei dem allerdings nicht ganz vollständigen Material nichts finden können.

Zusammenfassung und Vergleichung.

An der Hand der schematischen Bilder der Textfig. 15 a—h geben wir zunächst die Entstehung der Form der Urodelenzungen.

1. In der ganzen ersten Zeit des Larvenlebens (vom Ausschlüpfen der Larven an) besitzen diese Tiere an dem Mundboden einen mit Schleimhaut bezogenen Wulst, in dem die oralen Teile des Hyobranchialskelettes mit ihrer Copula liegen. Dieser Wulst, der als primitive Zunge bezeichnet wurde, füllt fast den ganzen zur Verfügung stehenden Raum aus; er hat durchaus Ähnlichkeit mit der Fischzunge, zumal weder Muskeln



Textfigur 15.

Schematische Darstellung der Entwickelung der Zunge mit ihren Drüsen und Muskeln von Salamandra maculata in acht verschiedenen Stadien an Sagittalschnitten durch den vorderen Teil des Mundbodens.

a) p. Z. primitive Zunge mit Knorpeln des Visceralskelettes. U. K. Unterkiefer D. f. das Drüsen bildende und später tragende Feld zwischen primitiver Zunge und Unterkiefer am Anfange der Entwickelung. genhy. Musculus geniohyoideus. (Die Bezeichnungen sind bei den folgenden Stadien b bis h fortgelassen, weil die Teile alle wohl leicht kenntlich sind). Zu diesem Felde strahlt der Musculus genioglossus aus.

b) Grössere Ausdehnung des Drüsen tragenden Feldes, das schon fast bis zur Anheftungsstelle der primitiven Zunge hinreicht; absolute Vergrösserung dieses Feldes, was an der Entfernung des Unterkiefers von der Anheftungsstelle der „primitiven Zunge“ leicht ersichtlich ist.

c) Beginnende Erhebung des Drüsenfeldes Die primitive Zunge hat eine vorn unten abgerundete Gestalt. Stärkere Entwickelung des Musculus genioglossus.

d) Weitere Erhebung des Drüsenfeldes und beginnende Anlagerung an die primitive Zunge.

e) Fast vollendete Anlagerung des Drüsenfeldes an die primitive Zunge, deren vordere Grenze noch durch einen Strich bezeichnet ist. Die Erhebung des Drüsenfeldes ist in allen Figuren etwas stärker gezeichnet als es dem naturgemässen Vorgang entspricht (cf. Text).

f) Vollendete Anlagerung des Drüsenfeldes an die primitive Zunge und starke Entwickelung des Musculus genioglossus. Die punktierte Linie bezeichnet noch die Verwachsungsstelle, die auch durch eine kleine Einzeichnung an dem Epithel kenntlich ist

g) Überwuchern der Zungendrüsen nach hinten neben das ursprüngliche Gebiet der primitiven Zunge, deren vordere Grenze nun in der Figur fast vollkommen verwischt ist. Beginn der Einstrahlung der Muskelfasern des Musculus hyoglossus.

h) Fertige Zunge, an der sich nun auch die hintere Grenze durch eine kleine Furche gebildet hat. Hygl. M. hyoglossus.

Die übrige Erklärung siehe im Text.

noch Drüsen in dem skelettfreien Teil des Organes vorhanden sind. Auf der ganzen Oberfläche liegen zahlreiche knospenförmige Sinnesorgane.

2. Unter der freien Spitze dieser primitiven Zunge tritt (bei ca. 45 mm langen Salamanderlarven z. B.) in dem ganzen Gebiet, das von der angewachsenen Basis der primitiven Zunge bis zum Unterkiefer reicht, eine allmählich sich ausbreitende Epithelverdickung auf (a), die bald durch eine deutliche Furche von dem Unterkieferrande abgetrennt ist (b).

3. In diesem Felde legen sich Drüsen an, die, den Raum an der Basis der primitiven Zunge freilassend, ihren lateralen Rand umgreifen und so einen hufeisenförmigen Bezirk füllen, dessen konvexe Seite nach dem Unterkiefer hin gewendet ist.

4. Während zunächst die primitive Zunge das Drüsenfeld fast vollständig bedeckt, tritt es in späteren Stadien vor der primitiven Zunge hervor, sodass man es von der dorsalen Ansicht her, ohne die primitive Zunge aufzuheben, überblicken kann. (cf. Tafelfig. 1 und Textfig. 15c).

5. Das Drüsenfeld beginnt nun dorsalwärts ziemlich schnell in die Höhe zu wachsen, und legt sich dabei succesive an den vorderen, dadurch immer kürzer werdenden Rand der primitiven Zunge an, mit dem es vollständig verschmilzt, bis es endlich das Niveau jener Zunge erreicht hat. Während dessen vermehren sich die Drüsenanlagen, namentlich auch nach vorn hin. Als Trennungslinie zwischen der primitiven Zunge und jenem emporgehobenen Drüsenfeld bleibt ein deutlicher Zellstrang bestehen, der in den Textfiguren dann als punktierte Linie markiert ist (d. e. f.).

6. Noch immer hat das Drüsenfeld die aboral konkave Ausbuchtung, in die sich die Spitze der verschmolzenen primitiven Zunge hineingelegt hat.

Diese Spitze ist weiterhin sogar bei der ausgewachsenen Zunge zu finden, indem bei dieser sich am hinteren Rande ein kleiner Bezirk kenntlich macht, der keine Drüsen, wie sie die Hauptmasse der definitiven Zunge bekleiden, sondern nur mit Mundschleimhaut ausgekleidete Krypten besitzt.

7. Nachdem so das Material für die definitive Zunge zusammengetreten ist, wächst diese Bildung über den festgewachsenen Rand nach allen Richtungen vom Mittelpunkt der Zunge an radiär hinaus, sodass die freien, unterminierten Ränder der fertigen Zunge entstehen, auf denen die Papillen und Drüsen in radiären Reihen angeordnet sind. Der Rand der Zunge ist am wenigsten frei am hinteren medianen Teil, da wo ursprünglich die primitive Zunge lag.

8. Hand in Hand mit der Ausbildung und Umgestaltung des Drüsenfeldes geht die Entwickelung des Musculus genioglossus, der als Abspaltung vom Geniohyoideus zuerst seine Fasern in den Bezirk zwischen primitiver Zunge und Unterkiefer jederseits, also zum ursprünglichen Mundhöhlenboden hin sendet. Allmählich kommen seine Fasern zwischen die sich dort entwickelnden Drüsenschläuche zu liegen und strahlen endlich in die Zunge aus, wenn dieses Drüsenfeld in der geschilderten Weise zur definitiven Zungenbildung Verwendung gefunden hat.

9. Der Genioglossus behält auch in der ausgebildeten Zunge seine Beziehungen zu dem ursprünglichen Drüsenfelde bei, indem er nicht in das Gebiet der primitiven Zunge hineinstrahlt, sondern sich an eine sehnige Platte des Musculus hyoglossus ansetzt.

10. Diese sehnige Platte dieses letztgenannten Muskels ist der umgewandelte Zellstrang, der am Ende der Zungenausbildung als Grenze, die die primitive Zunge von dem angelagerten Drüsenfeld trennt, angegeben wurde. Zu diesem bindegewebigen Strange wachsen am Schluss der Metamorphose

während der Umbildung des Hyobranchialskelettes Muskelfasern hin, die bis dahin an den aboralen Teilen dieses Skelettes ihren Fixationspunkt hatten. Einige der Fasern wachsen auch in die seitlichen Teile der Zunge hinein, um schleuderförmig in den hinteren Rand jederseits einzustrahlen; so entsteht am Schluss der Metamorphose der Musculus sternoglossus mit seinen verschiedenen Portionen.

Die Zustände der fertigen Zunge lassen also bei aufmerksamer Betrachtung noch manche Anklänge an ihre Entstehung erkennen.

11. Die Lage der Rachenmembran bei jungen Larven lässt mit Sicherheit bestimmen, dass das Entoderm die epitheliale Bekleidung der ganzen Zunge der Urodelen hergiebt.

12. Das Hyobranchialskelett liefert das Zungenbein der ausgewachsenen Tiere. Jenes mag nach den Textangaben als bekannt vorausgesetzt werden; die Copula bleibt erhalten, nur der aborale Fortsatz bildet sich zurück. Die Keratohyalia bleiben bestehen, verändern aber ihre Gestalt, indem sie platt, spatelförmig werden. Sie geben die Verbindung mit den Hypohyalia auf, welch letztere bei Salamandra zu den Processus hyoidei (anteriores) werden, die der Copula anliegen. Bei Triton gehen die Hypohyalia bis auf kleine isoliert liegende Knorpelstückchen zurück. Die Hypobranchialia der dritten und vierten Bogen bleiben bestehen, ebenso das mediale stark verdickte Keratobranchiale III, an das sich das Hypobranchiale IV anlegt, während die Keratobranchialia IV, V, VI zu Grunde gehen. Vorübergehend kann bei den Larven ein Hypobranchiale V vorhanden sein. Neu auftreten bei Salamandra am Ende der Larvenperiode die Processus hyoidei posteriores; bei Triton die entsprechenden Processus hyoidei, die durch eine ebenfalls neu auftretende dorsale Knorpelspange zusammenhängen. Von dieser Spange erstreckt sich oralwärts ein knorpelhaltiger Strang soweit

nach vorn, wie die Copula reicht. In der Textfig. 10 sind in dem Hyobranchialskelett die bestehenbleibenden Teile schraffiert, die zu Grunde gehenden freigelassen und die neu auftretenden punktiert.

13. Die Zunge eines Vertreters der Perennibranchiatengruppe, Siredon pisciformis, gleicht durchaus der primitiven Zunge der Urodelenlarven, sowohl beim ausgewachsenen Tiere wie bei den Larven; sie besitzt keine Drüsen und keine eigenen Muskeln. Der Musculus genioglossus kann nur indirekt die Zunge der Tiere bewegen, da seine Fasern teilweise am Hyoid ansetzen. Der grösste übrige Teil des Muskels endet in der Schleimhaut der Mundhöhle, verdient also seinen Namen kaum. Einen Musculus sterno- oder hyoglossus besitzen die Perennibranchiaten nicht. So ähnelt ihre Zunge der Fischzunge.

14. Drüsen besitzen die Perennibranchiaten an jener Stelle, wo sich bei den Urodelenlarven die Drüsen anlegen, nicht. Nur unmittelbar hinter dem Unterkiefer liegen Krypten der Schleimhaut, zwischen Papillen.

15. Bei der Vergleichung der Urodelenzunge mit den Zungen niederer Tiere ist bemerkenswert, dass ihre Larven Fischzungen besitzen, dass aber die definitive Zunge nicht von dieser Zunge abgeleitet werden kann, da sie nur in einem kleinen, hinteren, medianen Teil dieses Organes Verwendung findet, während der übrige grösste, drüsentragende Teil eine Neubildung ist, die bei den Fischen keinen Vorläufer hat, da von ihnen keine Species auch nur das drüsentragende Feld am vorderen Mundboden besitzt. Denn wir könnten wohl Tiere mit primitiver Zunge (Fischzunge), und mit Drüsen unter ihr am Mundboden, zu denen Muskelfasern ziehen, was die Zunge anlangt, als Ahnen der Urodelen ansehen, vorausgesetzt natürlich, dass sonst passende Verhältnisse vorliegen. Leider habe ich bis jetzt keine Gelegenheit gehabt, von Petromyzonten oder

Dipnoren Material darauf hin zu untersuchen, erstere sind, soweit ich nach den wenigen Litteraturangaben urteilen darf, sicher von Wichtigkeit, und ich hoffe diese Lücke später noch ausfüllen zu können.

16. Wenn wir zum Schluss noch die Frage beantworten wollen, welche Teile des Kiemenapparates für die definitive Zunge Verwendung finden, so müssen wir sagen, dass das vordere Ende der Copula, vielleicht auch noch mediane Teile des zweiten Schlundbogens verwendet werden. Dazu kommt das zwischen Copula und Unterkiefer liegende Gebiet des Mundbodens, das den allergrössten Teil der Zunge liefert; vom ersten Schlundbogen wird nichts verwendet.

II. Anuren.

Alytes obstetricans.

Kurze Bezeichnung der untersuchten Stadien der Entwickelung.

Stadium I. Äussere Kiemen auf der Höhe ihrer Entwickelung, Embryonalanlage ca. 2 mm lang. Linse des Auges ist ein Bläschen, dessen hintere Wand schon deutlich verdickt ist.

Stadium II. Äussere Kiemen noch vorhanden, Embryonalanlage ca. 3 1/2 mm lang. Linse hat schon deutliche Fasern, ihr Hohlraum ist nur noch spaltförmig.

Stadium III. Äussere Kiemen sind nicht mehr vorhanden; Länge der Larve mit Schwanz 8 mm. Linse enthält keinen Hohlraum mehr.

Stadium IV. Gesamtlänge 11 mm, Körperlänge (Schnauzenspitze bis Anus) 4 mm.

Stadium V. Gesamtlänge 18 mm, Körperlänge ca. 8 mm.

Stadium VI. Gesamtlänge 31,5 mm, Körperlänge 13,5 mm. Die Hinterbeine beginnen eben hervorzusprossen und sind ca. 0,5 mm lang.

Stadium VIa. In den Maassen fast ganz gleich dem Stadium VI. Bei Betrachtung des Zungenentwickelungsstadiums ergiebt sich jedoch, dass es ein wenig älter als VI ist.

Stadium VII. Gesamtlänge 34 mm, Körperlänge 13 mm, Breite des Kopfes in Augenhöhe 5,5 mm. Hinterbeine sind 0,75 mm lang.

Stadium VIII. Gesamtlänge 37 mm, Körperlänge 17 mm. Kopfbreite 7 mm. Hinterbeine genau in demselben Zustand wie in Stadium VII.

Stadium IX. Gesamtlänge 38 mm, Körperlänge 18,5 mm, die Hinterbeine sind fast 2 mm lang; sonst durchaus dem Stadium VIII ähnlich.

Stadium X. Gesamtlänge 49 mm, Körperlänge 21 mm. Hinterbeine sind 2 mm lang.

Stadium XI. Gesamtlänge 50 mm (Schwanz etwas verletzt). Körperlänge 26 mm; Hinterbeine sind 2,75 mm lang und lassen schon das schaufelförmige Endglied erkennen, an dem die einzelnen Strahlen angedeutet sind.

Stadium XII. Gesamtlänge 43 mm, Körperlänge 23 mm. Hinterbeine sind 7 mm lang und lassen schon die Gliederung in Oberschenkel, Unterschenkel und Fuss, an dem die Strahlen schon über die Schwimmhäute hervorragen, erkennen.

Stadiam XIII. Gesamtlänge 43 mm, Körperlänge 23 mm. Die Hinterbeine sind gebeugt und in dieser Stellung 8,5 mm lang.

Stadium XIV. Gesamtlänge der Larve 48 mm, Körperlänge 24 mm. Vorderbeine sind beide schon durchgebrochen. Schwanz noch unverkürzt.

Stadium XV. Schwanz schon stark in der Verkürzung begriffen, vierbeinige Larve, Metamorphose also fast beendet, was

auch von der schon fast vollendeten Umbildung des Larvenmaules zu dem des fertigen Tieres zu erkennen ist.

Sämtliche Maasse sind an den in Alkohol befindlichen Larven genommen.

2. Entwickelung der äusseren Form und des Hyobranchialskelettes.

Das jüngste Stadium, an dem die äusseren Kiemen noch hervorragen, bietet in Betreff der Zungenbildung noch sehr wenig, ist deswegen aber als Ausgangsstadium von grosser Bedeutung, zumal es die ersten Anfänge der mittleren Thyreoideaanlage zeigt. Der Mundboden wurde bei 60facher Vergrösserung rekonstruiert (vergl. Tafelfig. 8).

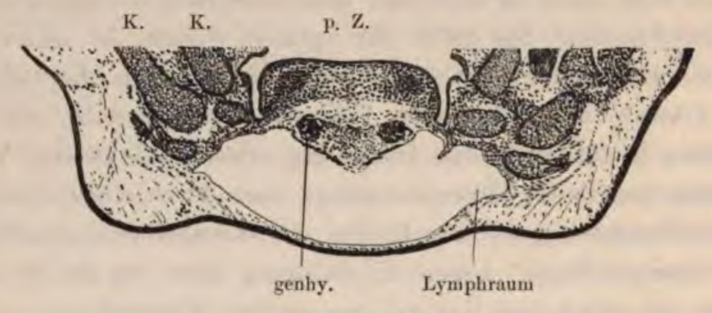
Fünf Paare von Visceralbögen sind ausgebildet; am mächtigsten sind der erste und zweite entwickelt, die zwei darauffolgenden sind weniger breit, und am schmalsten ist der fünfte. Der erste ragt schon kieferartig über den Mundboden hervor; an seinem hinteren (aboralen) Rande ist die Stelle der mittleren Thyreoideaanlage, die mit dem Epithel der Mundschleimhaut noch in Verbindung als breiter Zapfen nach unten ragt. Deutlich ist der nun folgende eigentliche Mundboden von dem Unterkieferbogen abgegrenzt; er besteht aus einem mittleren unpaaren Teil, an den sich von den beiden Seiten her die Paare von Visceralbögen anschliessen, und zwar so, dass die vorderen nahe der Mittellinie in das unpaare Stück übergehen, während die hinteren dies immer mehr entfernt von der Mittellinie thun. Dadurch wird der unpaare mittlere Teil zu einem dreieckigen Felde umgewandelt, dessen Spitze natürlich dem Munde zu, dessen breite Basis nach hinten gewendet ist. Dieses Feld ist zudem deutlich von rechts nach links gewölbt und springt in die Mundhöhle etwas vor. Diese Wölbung ist durch die darunter liegende Herzanlage und Teile des Darmes bedingt, denn das

Mesenchymgewebe des Mundbodens ist noch ausserordentlich dünn, nur an den Seiten, wo dieser in die Visceralbögen übergeht, wird es dicker. Knorpelbildungen sind noch nicht deutlich geworden.

Das zweite Stadium unterscheidet sich wenig, aber in wesentlichen Punkten von dem soeben geschilderten. Das eben beschriebene dreieckige Feld ist noch zu erkennen, aber an ihm sind nahe der Medianlinie zwei oralwärts konvergierende leichte Wülste aufgetreten, die von den Knorpelanlagen des zweiten Visceralbogens hervorgerufen werden. Knorpelsubstanz ist in diesen Bögen noch nicht zu erkennen, aber ziemlich gut abgrenzbares Chondroblastem. Die Stelle der späteren Copula ist schon zu sehen, wenn auch nicht scharf abgrenzbar; gegen das Gebiet der Kiemen ist das dreiseitige Feld schärfer abgegrenzt, als im Stadium I. Zwischen der Anlage des ersten und zweiten Visceralknorpels ist die Thyreoideaanlage noch durch einen dünnen Verbindungsstrang mit dem Epithel der Mundhöhlenauskleidung im Zusammenhang. Dieser Epithelstrang zieht von der Mundhöhle aus unter dem Knorpel des zweiten Visceralbogen nach hinten, schwillt zu einem dicken rundlichen Zellhaufen an, der bald darauf von oben nach unten (dorsoventral) plattgedrückt erscheint und dann in zwei Zipfeln endet, die aboralwärts divergieren, um im Mesenchymgewebe mit abgerundeten Enden aufzuhören.

In dem nächsten Stadium (III), das auch einer noch nicht ausgeschlüpften Larve entstammt, ist der Mundboden, auf den hier hauptsächlich die Aufmerksamkeit gerichtet wurde, beträchtlich verdickt und stark in das Mundinnere vorgewölbt (cf. Tafelfig. 9). Seitlich ist die Abgrenzung durch eine tiefe Falte gegen die eigentliche Kiemenregion ausserordentlich scharf (cf. Textfig. 16); vorn ist der Mundbodenwulst, wie man die Partie wohl bezeichnen könnte, in eine stumpfe Spitze ausgezogen, die eine ganz seichte mediane Einkerbung zeigt. Ob diese stets vorhanden

ist, kann nicht mit Bestimmtheit behauptet werden; es ist sehr wohl möglich, dass sie nur durch stärkere Schrumpfungen an dem Objekt, das mir konserviert übergeben wurde, erzeugt ist. Im ganzen hat dieser eben beschriebene Mundbodenwulst eine ähnliche Gestalt, wie das im ersten und zweiten Stadium beschriebene dreiseitige Feld, nur, dass hier eine Zungenform, wenn man so sagen darf, deutlich ausgeprägt ist, indem der ganze Wulst vorn und an den beiden Seiten scharf abgegrenzt in die Mundhöhle hineinragt. Es entsteht so eine unverkennbare Ähnlichkeit mit dem Zustand der Urodelen, der als „primitive Zunge“ bezeichnet wurde. Natürlich sind die Skelettverhältnisse dieser Gegend bei den Anuren grundverschieden von jenen Formen. Nach hinten ist keine scharfe Abgrenzung, sondern die Übergänge in den Kiemendarm etc. sind allmähliche und erfolgen annähernd in demselben Niveau.



Textfigur 16.

Querschnitt durch den mittleren Teil des Wulstes der „primitiven Zunge“ von Alytes obstetricans (Stadium III) mit den daneben liegenden Teilen des Mundbodens und des Kiefers. Die Zunge (p. Z.) ist seitlich je durch eine tiefe Falte von den benachbarten Teilen scharf abgegrenzt. In ihr sind nahe am lateralen Rande Zellhaufen gezeichnet, die die oralen Enden der Knorpelanlagen sind. Die lateral von der Zunge liegenden Knorpel gehören dem Unterkiefer und Schädel an (K.). Unter der Zunge liegen die Muskelbündel des Geniohyodeus (genhy.) und darunter ein sehr grosser Lymphraum.

Vergrösserung ca. 60fach.

Die Knorpel der Visceralbögen sind in diesem Stadium wohl zu erkennen, da sie Grundsubstanz besitzen und so scharf abgegrenzt sind. In der primitiven Zunge liegt die Copula der Knorpel; diese beginnt fünfzehn Schnitte von der frei vor-

ragenden Spitze entfernt. (Die Schnitte sind 0,01 mm dick, also beträgt diese Entfernung an dem eingebetteten Präparat 0,15 mm.) Die Copula wird aber etwas von den an sie von beiden Seiten herantretenden Knorpeln des zweiten Visceralbogens (Hyoid) überragt, da diese an dem medialen Ende oral stark convex sind. Knorpel anderer Visceralbögen treten in der Zungenanlage selbst nicht an die Copula heran, erst in der eigentlichen Kiemenregion ist dies zu konstatieren. Die Copula ist an ihrem oralen Ende recht dünn, während sie dann aboralwärts, fast von Schnitt zu Schnitt, dicker wird.

Von Interesse ist in diesem Stadium, dass ein nicht unbeträchtlicher Teil dieses Muskelbodenwulstes frei von Knorpel ist, ähnlich wie wir es bei den Urodelen gesehen; erst im mittleren Teile beginnen die Knorpel, und da kann man wohl sagen, dass die Hervorragung des Mundbodens bedingt ist durch diese voluminösen Massen, denn die Schleimhaut bildet dort nur einen verhältnismässig dünnen Überzug der Hyoidbogen.

Muskeln und Nerven sind in dem Mundbodenwulst nicht zu erkennen.

Offenbar erhält sich dieses „Urodelenstadium" der Zunge nur kurze Zeit. Denn nur wenig ältere Larven (Stadium IV) zeigen am Mundboden ein sehr verändertes Bild. Die seitlichen tiefen Gräben, die vorhin geschildert wurden und in der Tafelfigur 9 deutlich zu sehen sind, sind verschwunden, es entsteht dadurch wieder ein mehr ebenes Feld am Mundboden, dessen hintere seitliche Partien aufsteigend in die Seitenwände der Mundhöhle übergehen. Allein in den vorderen Partien sind noch Hervorragungen zu bemerken, die nun zu schildern sind.

An einer Rekonstruktion (cf. Tafelfigur 10), die einer Larve von 11 mm entnommen ist, ist das frei hervorragende Ende des Mundbodenwulstes noch zu erkennen. Es liegt aber nicht mehr so dicht hinter dem Mundeingang, sondern zwischen den Unterkiefern und dem oralen Ende der primitiven Zunge ist

ein ziemlich breites frontal gewölbtes Feld deutlich, das gewiss seine Entstehung vor allem dem Umstand verdankt, dass der Mundeingang sich erheblich umgestaltet, da nun die rüsselartige Verlängerung dieses Teiles aufgetreten ist, die für jene nun folgenden Larvenperioden bis zum Ende der Metamorphose hin so ungemein charakteristisch ist.

Auf dem vorderen Ende der primitiven Zunge sitzen zwei lange Zotten, die von jetzt an bei vielen Stadien zu bemerken sind. In der Mitte zwischen ihnen ist nur ein ganz feiner Spaltraum zu finden, der kaum so breit ist, wie jene sehr schlanken Zotten dick sind.

Hinter dieser leichten Erhebung des Mundbodens, auf der die Zotten sitzen, gehen nach beiden Seiten divergierend zwei Wülste nach der hinteren und seitlichen Gegend des Mundbodens, die von den beiden Hyoidknorpeln bedingt sind, die jetzt schon sehr reichliche hyaline Knorpelsubstanz besitzen. An dem Punkte des seitlichen Mundbodenabschnittes, bis zu dem die Wülste zu verfolgen sind, liegen wieder einige allerdings nur niedere Papillen. In der Mittellinie sind die Wülste durch eine deutliche Einsenkung von einander geschieden; nach hinten gehen sie allmählich in den übrigen Teil des Mundbodens ohne Abgrenzung über.

Auch das Epithel, das auf den beiden schlanken vorderen Papillen und ihrer Basis sich deutlich von dem sonstigen Mundhöhlenepithel durch seine Höhe unterscheidet, geht nach hinten ganz allmählich in das übrige niedere Epithel über. Das unter dem Epithel liegende Gewebe ist im Gebiet der Papillenbasis sehr reich an Zellen und scharf von dem darunter liegenden Gewebe abgetrennt; alsdann geht es aber ohne Grenze nach hinten in die mit ihm in demselben Niveau liegenden Knorpel über.

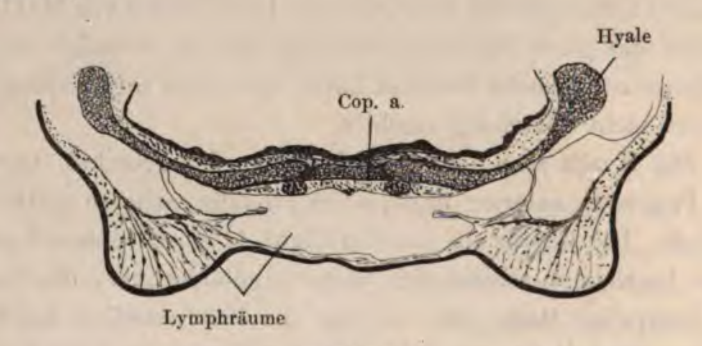
Die Knorpel sind deutlich ausgebildet und ebenfalls rekonstruiert worden (Tafelfigur 11). Bei der Bezeichnung der einzelnen Teile halte ich mich an die von Gaupp benutzte Nomenklatur. Die beiden Hyalia bei dieser Alyteslarve sind im ganzen ähnlich so gestaltet, wie Gaupp sie vom Frosch beschrieben hat. Zur allgemeinen Orientierung habe ich ein Modell benutzt, das Herr Dr. Märtens von einer ähnlich alten Alyteslarve gewonnen hat; ich habe dann auch selbst einige Partien bei stärkerer Vergrösserung rekonstruiert. Jenes Modell von Märtens umfasst das ganze Hyobranchialskelett, das ich weiterhin in dem Umfange nicht mehr beachtet habe, weil es für meine speziellen Zwecke nicht notwendig erschien.

Die Hyalia sind sehr ähnlich denen des Frosches, nur ist der Processus anterior und posterior hyalis nicht so stark entwickelt. Die Copula (in der Tafelfigur 11 durch eine schwarze Linie bezeichnet) schiebt sich weiter kranial zwischen die Hyalia als knorpelige Masse ein, so dass die Pars reuniens nicht so stark entwickelt ist, wie beim Frosch. Ebenso ragt die Copula kaudal weiter zwischen die Plana branchialia hinein, indem sie fast bis zu ihrem hinteren Ende zu verfolgen ist. Die vier Branchialia bieten keine Besonderheiten.

Nun aber ist ein bemerkenswerter Unterschied zu erwähnen, auf den Gaupp auch schon aufmerksam gemacht hat. Bei Alytes liegt dicht vor (kranial) der Pars reuniens ein breites dünnes Knorpelplättchen, das die Incisur, die zwischen den beiden Hyalia vorn bleibt, ausfüllt, aber durch einen namentlich in der Mitte deutlichen Spalt von dem Hyale getrennt ist. Dieses Knorpelstück, das beim Frosch nur ganz gering für kurze Zeit entwickelt ist, wird von Gaupp für eine Copula der Hyalia (wahrscheinlich!) gedeutet. Wir werden uns noch fernerhin mit diesem Gebilde und seiner Deutung zu beschäftigen haben. Die Ausdehnung dieses Stückes hier beträgt kraniokaudal ca. 100 μ. (Ich habe dies Gebilde zunächst mit Copula a, um nichts zu

präjudizieren, bezeichnet[1]); in der Textfig. 17 ist es im Querschnitt zu sehen).

Die mundwärts gelegene Oberfläche der Hyalia zeigt das Relief, das geeignet ist, die beschriebenen Wülste und Furchen des Mundbodens zu erzeugen. Die als vorderes Ende der Zungenanlage bezeichnete Stelle, die die Papillen trägt, liegt unmittelbar über jenem Knorpelstück, das vor dem Hyoid gelegen ist. (Copula a).



Textfigur 17.

Querschnitt durch den Mundboden einer Alyteslarve (Stadium IV). Unter dem Epithel, das wenige niedrige Papillen erkennen lässt, liegen die beiden Hyalia (Hy.); in der Mitte zwischen ihnen liegt die Copula (Cop a). Unter den Knorpeln liegen sehr grosse Lymphräume. Die untere schwarze Linie ist das Epithel der äusseren Haut.

Vergrösserung ca. 1 : 55.

Im nächsten Stadium (V), bezeichnen statt wie eben zwei, vier niedere Papillen den Beginn der Zunge. Die Copula a ist hier 210 μ breit (kraniokaudal); sonst sind nur geringe Veränderungen eingetreten.

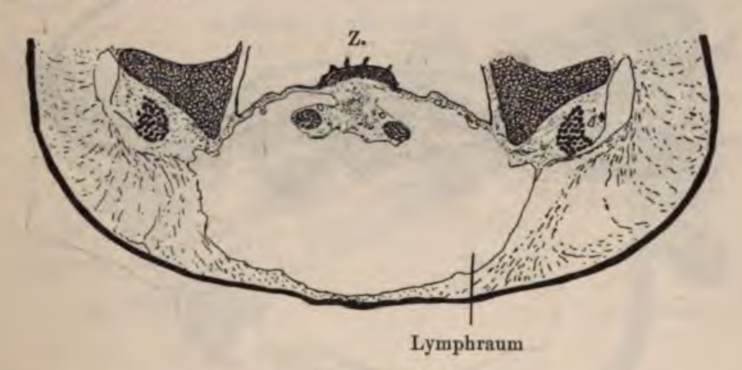
Bei einer etwas älteren Larve (Stadium VI) ragt der mehrfach erwähnte mittlere Wulst, der, wie in der Besprechung der jüngeren Stadien gesagt wurde, sich an der Stelle befindet, wo die Spitze der bei ganz jungen Larven urodelenlarvenähnlichen

---

[1]) Die Copula, die zwischen den Hyalia und den Plana branchialia gegelegen ist, wird, wenn es die Deutlichkeit erfordert, auch mit Copula b bezeichnet.

primitiven Zunge lag, stärker in die Mundhöhle hinein und ist als ziemlich gleichmässige Rundung auf den Schnitten zu sehen. Eine Anzahl von kleineren Papillen sitzt auf ihm, auch sind sehr wohl jene beiden medialen langen Zotten zu sehen, wie sie ganz ähnlich schon beschrieben wurden.

Auch hier wieder ist das unter dem verdickten Epithel liegende Gewebe dicht mit Zellkernen durchsetzt, und sehr scharf von dem ausserordentlich lockeren Gewebe darunter abgegrenzt (cf. Textfigur 18).



Textfigur 18.

Larve von Alytes obstetricans (Stadium VI). Querschnitt durch den vordersten Teil der ersten Zungenanlage. Dasselbe Stadium ist in Textfigur im Längsschnitt dargestellt. In der Mitte der mit Z. bezeichneten Anlage sind zwei grössere Papillen gezeichnet, die den im Text an jener Stelle erwähnten entsprechen. Scharfe Abgrenzung eines „Zungengewebes" von dem lockeren Gewebe der Unterlage.

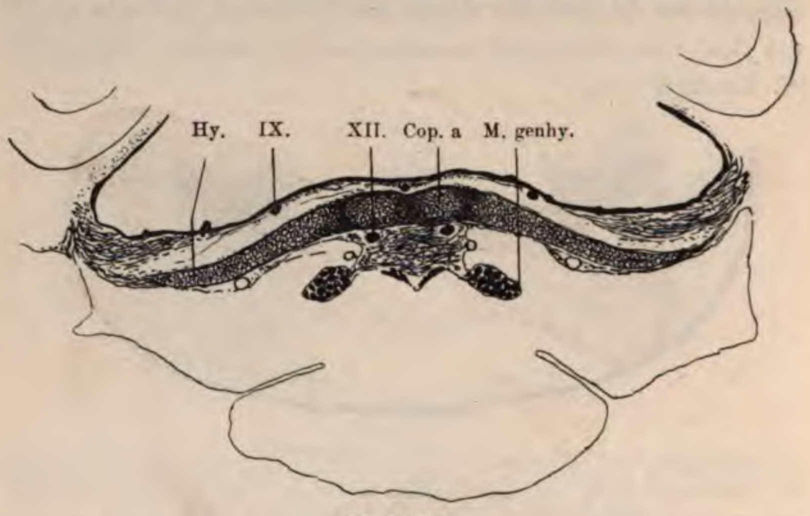
Vergrösserung ca. 1 : 22.

Weiter kaudalwärts geht der oben geschilderte unpaare Wulst in einen paarigen Teil über, der aus zwei symmetrisch gelagerten Erhebungen besteht, die in der Medianlinie durch eine deutliche Furche getrennt sind, ähnlich wie dies bei Stadium IV geschildert wurde. Diese beiden seitlich divergierenden Erhebungen gehen dann allmählich in die Rachenwand über.

Die ganze Strecke, die die geschilderten Eigentümlichkeiten besitzt, ist in kraniokaudaler Richtung 375 μ lang.

150 μ kaudal von dem Anfang der Zungenerhebungen beginnt die Copula a und ist im ganzen ca. 480 μ von vorn nach

hinten breit. Sie reicht also nach hinten nicht unbeträchtlich über die Zungenanlage hinaus. Ca. 270 μ hinter ihrem Anfange beginnt eine deutliche Abgrenzung in der Mittellinie, die eine paarige Beschaffenheit des hinteren Endes dieses Knorpelstückes ausser Frage stellt (cf. Textfig. 19). Während diese Copula in der ersten Zeit des Auftretens etwas ventralwärts unter dem



Textfigur 19.

Querschnitt des Mundbodens einer Alyteslarve (Stadium VI). Unter dem Epithel liegen die nur angeschnittenen Hyalia (Hy.) auf jeder Seite, zwischen denen die Copula a liegt, die deutlich paarig ist, d. h. aus zwei Knorpelgrundsubstanz enthaltenden Kernen besteht, die durch vorknorpliges Gewebe in der Medianebene zusammenhängen. (Der Schnitt hat das aborale Ende der Copula (Cop. a) getroffen, weiter oralwärts würde nichts von der paarigen Gestaltung zu sehen sein). Unter der Copula a liegt der Nervus hypoglossus (XII), und zwar der Ast, der zur Anlage des Musculus hyoglossus geht. Darunter lateral liegen die Musculi geniohyoidei (M. genhy.). Die äussere Haut der Unterfläche des Unterkiefers ist nicht gezeichnet. IX Nervus glossopharyngeus.

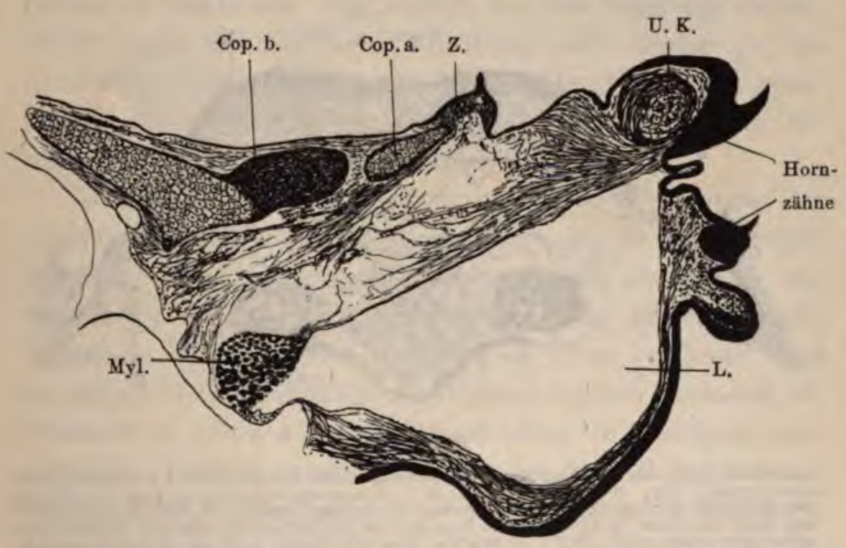
Vergrösserung ca. 1 : 20.

Hyoidbogen lag, ist jetzt und in späteren Stadien davon nichts mehr zu bemerken, beide Gebilde liegen durchaus in einer Höhe. Sie besteht aus wohl ausgebildetem Hyalinknorpel.

120 μ kaudal von dem Ende der Copula beginnt das Gewebe der Pars reuniens der Hyalia. Anders wie in früheren und zum Teil auch in späteren Stadien beginnt die Pars reuniens mit einer kleinen medianen Spitze in der die hyaline Grund-

substanz stärker entwickelt ist, als in dem sich seitlich daran anschliessenden Gewebe, das dem Vorknorpelgewebe ähnlich sieht. Nach hinten geht diese mediane Masse in die schon beschriebene und auch von Gaupp so benannte Copula (b) über, an die sich dann die Plana branchialia ansetzen.

Von einem ganz ähnlichen Stadium (VI a) wurde auch eine sagittale Serie angefertigt, der Textfig. 20 entnommen ist, die uns



Textfigur 20.

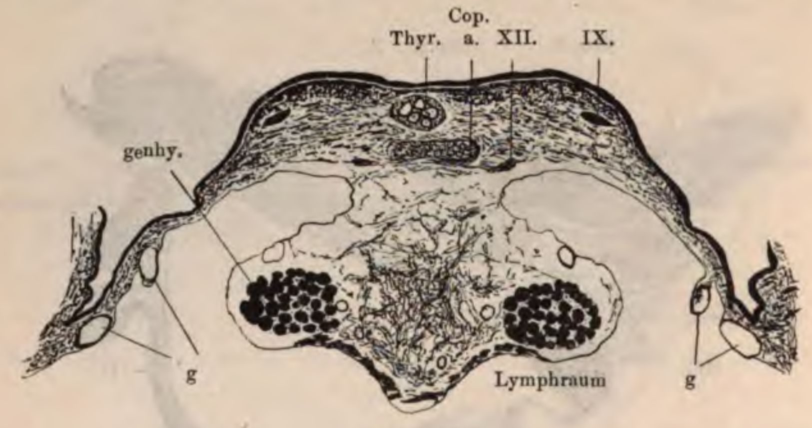
Medianschnitt durch den vorderen Teil des Mundbodens einer Alyteslarve (Stadium VI a). Die Zungenanlage (Z.) nach vorn scharf abgegrenzt, nach hinten nur ganz undeutlich, in die Zunge hineinragt Copula a (Cop. a), hinter der Copula b (Cop. b) mit dem vorderen vorknorpeligen Teil liegt. Zwischen der Zungenanlage und dem Unterkiefer (U. K.) liegt ein deutlicher rundlicher Wulst (cf. Text). Am Unterkiefer und an dem verlängerten vor ihm liegenden Mundeingang liegen Hornzähne (Hz.). Myl. Musculus mylohyoideus. L. Lymphraum.

Vergrösserung ca. 1 : 30.

die Verhältnisse, die bisher besprochen wurden, im Übersichtsbilde demonstriert. Die nach vorn ragende Spitze der Copula ist nicht ganz so schön entwickelt, wie in dem vorhergehenden Stadium.

Bei der nächst älteren Larve (Stadium VII) ist das seltene Vorkommnis einer medianen Glandula Thyreoidea in dem Ge-

webe der Zunge (Textfig. 21) zu beobachten. Sie liegt dorsal von der Copula a, unmittelbar unter der medianen Furche, die sich im hinteren Teil der Zunge befindet. Leider ist an keinem Punkte mehr ein Zusammenhang mit dem Epithel der Zunge vorhanden. Sonst zeigen sich in dieser Gegend keine weiteren Anomalien. Die primitive Zunge ragt nun schon 190 μ frei nach vorn in die Mundhöhle hinein. Die seitliche Abgrenzung



Textfigur 21.

Querschnitt durch den hinter der Zunge gelegenen Abschnitt des Mundbodens von einer Alyteslarve (Stadium VII). Die Copula a (Cop. a) ist vorn angeschnitten, über ihr nach dem Epithel der Mundhöhle zu liegt eine mediane Glandula thyreoidea (Varietät! cf. Text) (Thyr.); rechts und links lateral und unter der Copula liegt der Ast des Nervus hypoglossus, der zum Musculus hyoglossus geht. (XII.) IX Nervus glossopharyngeus. genhy. Musculus geniohyoideus. g Gefässe. Die äussere Haut an der Unterseite des Unterkiefers und Mundbodens ist nicht gezeichnet.

Vergrösserung ca. 1:50.

gegen den Boden der Mundhöhle ist stärker und schärfer als je zuvor (cf. Textfig. 7). Die ganze Zungenanlage ist 375 μ lang.

Die Copula a ist nach 250 μ deutlich paarig, im ganzen 555 μ lang. Die Copula b ragt in ganz ähnlicher Weise in die Pars reuniens bis vorn hinein, wie vorher beschrieben wurde.

Von einer Larve, die sich recht gut in ihrer Entwickelung an die vorige anschliesst (Stadium VIII), wurde die Zungen-

gegend und die vorderen Abschnitte der Hyalia mit den Copulae rekonstruiert (Tafelfig. 12 und 13).

Am vorderen Rande ragt die primitive Zunge abgerundet frei in die Mundhöhle vor (ca. 120 μ weit); der vordere Teil, der auch die beiden grossen Papillen trägt, die aber nicht mehr so auffallend gross sind, ist deutlich unpaar, und mit zahlreichen kleineren Papillen besetzt; nach hinten beginnt die mediane Furche dann wieder eine rechte und linke Hälfte des Mundbodens zu markieren. Die seitlich von ihr liegenden flachen Wülste verlieren sich dann allmählich nach hinten in das Niveau der gleichmässig ausgebreiteten Schleimhaut der Kiemenregion, die an der in der Tafelfig. 11 mit einem Stern bezeichneten Stelle etwas steiler anzusteigen beginnt.

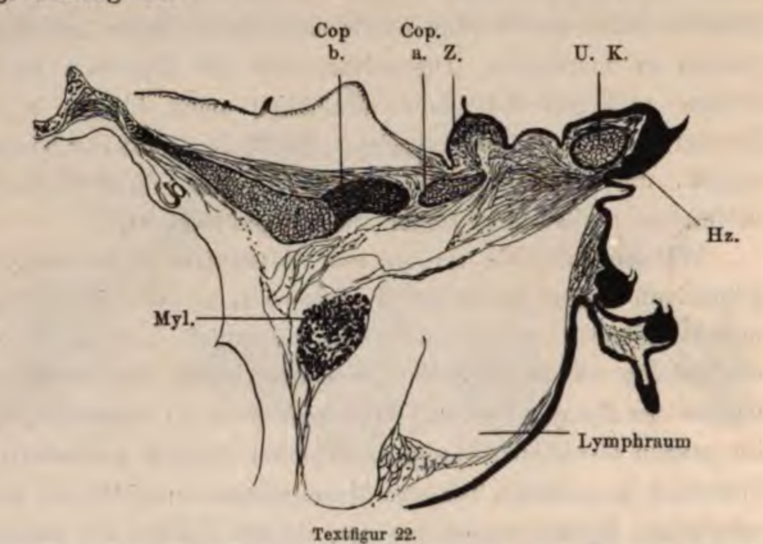
Während also die vordere und die seitliche Begrenzung der primitiven Zunge deutlicher geworden ist, ist sie hinten gegen den Mundboden immer noch recht undeutlich, aber es ist, wie die Tafelfig. 12 lehrt, doch der erste Anfang für die aborale Grenze der Zunge gegeben. Histologisch ist zu bemerken, dass im ganzen Gebiet der Zunge das Epithel deutlich verändert ist. Während im grössten Teil des Mundbodens ein niedriges, zweischichtiges Epithel vorhanden ist, ist das Epithel der Zungenanlage deutlich verdickt, und zwar namentlich dadurch, dass die basale Zelllage aus sehr hohlen Cylinderzellen besteht.

Das dichte kernhaltige Gewebe unter dem Epithel der Zunge ist nun nicht mehr so scharf von dem darunter liegenden lockeren Gewebe des Mundbodens abgegrenzt, weil aus ihm viele Züge dichten Gewebes (Muskel, Nerven etc.) in die Zunge einzustrahlen beginnen.

Die Knorpel sind mächtig entwickelt. Die Hyalia ragen mit ihren abgestumpften Processus anteriores weit nach vorn; in der Incisur zwischen ihnen liegt die Copula a, die wieder ca. 550 μ lang ist, ihre hintere Hälfte ist deutlich paarig, hinten sind sogar zwei kleine stumpfe Zipfel bemerkbar. In der Pars

reuniens zwischen den Hyalia ragt die knorplige Copula b bis ganz vorn hin. (Tafelfig. 13.)

Bei einer Larve vom Stadium IX. ist auf dem Medianschnitt nun auch eine recht deutliche caudale Abgrenzung der Zunge zu sehen (cf. Textfig. 22). Eine Rekonstruktion dieses im Gange der Zungenentwickelung sehr wichtigen Zustandes zeigt Tafelfig. 14.



Textfigur 22.

Medianschnitt durch den vorderen Teil des Mundbodens einer Alyteslarve (Stadium XI). Die Zungenanlage (Z) ist hinten nun auch gut abgegrenzt, auf der Höhe eine lange Papille, der Wulst vor der Zunge ist noch sehr deutlich. U. K. Unterkiefer. Hz. Hornzähne. Cop. a Copula a. Cop. b Copula b. Myl. Musculus Mylohyoideus.

Vergrösserung ca. 1 : 16.

Auf dem abgebildeten Medianschnitt sieht man, wie weit die Copula a in die Zunge hineinragt. Die Falte, die die Zunge hinten abgrenzt, halbiert ungefähr diese Copula.

Von dem Zeitpunkt an, von dem die hintere Begrenzung der Zunge deutlich geworden ist, beginnt sie auch mehr in das Lumen der Mundhöhle hineinzuragen, und indem nun auch der bindegewebige Teil der Zunge, dorsoventral gemessen, dicker wird, verschwinden die paarigen Wulste im hinteren Teil des Mund-

bodens. Das als primitive Zunge zu bezeichnende Organ rundet sich ab, und emanzipiert sich von den nun auch sich zurückbildenden Hyalia, deren Oberflächenrelief ja hauptsächlich an der Gestaltung des Mundbodens und des hinteren Teiles der Zungenanlage beteiligt war, wie wir von Anfang an gesehen hatten.

So ragt denn bei einer Larve vom Stadium XII die Zunge buckelförmig in die Mundhöhle hinein und hat schon eine Form, die zweifellos an die beim ausgebildeten Tiere erinnert, ist aber durchaus noch nicht diesem Gebilde gleichwertig.

Zu dieser Zeit beginnt nun auch die Rück- und Umbildung des beschriebenen Hyobranchialknorpelapparates. Die sehr interessanten Umbildungen der Kiemenknorpel zu dem Zungenbein des ausgebildeten Tieres hat Gaupp beim Frosch eingehend beschrieben.

Im allgemeinen sind hier bei Alytes ähnliche Prozesse, die ich aber nicht spezieller verfolgen will, da der gesamte Kiemenapparat nicht in das Bereich unserer Aufgabe fallen kann, ich habe hier nur die Schicksale der erwähnten vorderen Teile zu erledigen. Namentlich ist das Augenmerk auf die Copula a zu richten, die beim Frosch nicht im entferntesten so ausgebildet ist wie bei Alytes.

In dem zuletzt erwähnten Stadium (IX) ist im hinteren Teil der Copula a keine deutliche Abgrenzung in eine rechte und linke Hälfte mehr zu machen wie vorher. Nur hier und da sind Spuren der vorher so sehr deutlichen Halbierung zu sehen. Ihre Gesamtausdehnung ist nicht fortgeschritten, trotzdem die Zunge selbst in der Medianlinie eine Ausdehnung von 840 μ hat, was gegen früher eine beträchtliche Grössenzunahme bedeutet, wenn man bedenkt, dass diese Larve trotz ihrer weiteren Entwickelung kleiner ist, als die vorher beschriebene.

In der Pars reuniens zwischen den Hyalia ist die Copula b auch nicht mehr soweit nach vorn als hyaliner Stab zu verfolgen, während sie hinten sehr wohl entwickelt ist.

In einem etwas älteren Stadium ist das Kleinerwerden der Copula sehr deutlich, sie ragt jetzt lange nicht mehr soweit in die Zungenbildung vor wie früher (cf. Textfig. 23).

Sehr auffallend ist auch, dass sich in diesem Stadium bei einer Larve, die mit Alauncochenille gefärbt war, der Knorpel der Copula a sehr viel blasser gefärbt hat, als die Knorpel der Hyalia, während früher nie ein Unterschied derart zu bemerken war.

Soweit ich sehen konnte, ist bei zweibeinigen Larven die Copula a immer noch in ähnlicher Ausdehnung, wie bisher beschrieben wurde, vorhanden; sowie aber die Vorderbeine erschienen sind, geht die Rückbildung der Copula a sehr rapide vor sich. Bei einer vierbeinigen Larve mit langem Schwanz ist sie schon so geschwunden, dass nur nach 150 μ hindurch hyaline Knorpelmasse in ihr zu erkennen ist. Dann schwindet sie vollkommen, und beim fertigen Individuum sind keine Spuren mehr von ihr zu bemerken.

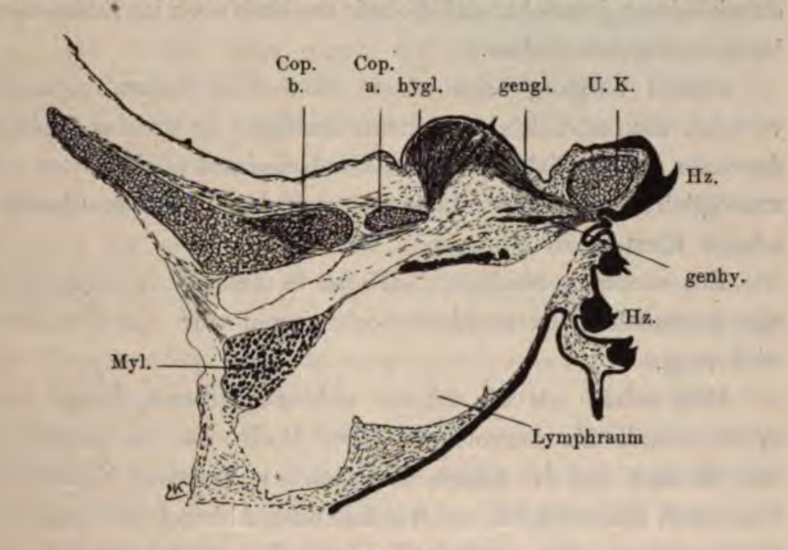
Hinsichtlich der weiteren Schicksale des Hyobranchialskelettes kann ich durchaus auf die vortrefflichen Darstellungen von Gaupp verweisen, denn soweit ich mich orientiert habe, vollzieht sich dieser Vorgang im Prinzip ebenso wie bei Rana.

Wir kehren nun zur weiteren Ausbildung der Zunge zurück.

Bei der Betrachtung des Bildes, das nach einer Rekonstruktion in Tafelfig. 14 wiedergegeben ist, fällt vor der deutlich hervorragenden Zunge ein querer Wulst auf, dessen Ausdehnung von rechts nach links erheblich bedeutender ist, als in oral-aboraler Richtung. Dieser Wulst ist in allen abgebildeten Sagittalschnitten gut zu sehen.

Er trennt immer den vordersten Abhang der Zunge von dem Unterkiefer, der durch eine deutliche Falte von ihm abgegrenzt ist.

Diese Rekonstruktion zeigt auch ferner noch, dass der breite Wulst zwei dicht nebeneinander liegende Erhebungen besitzt also paarig ist. Die Ursache der beiden medial gelegenen



Textfigur 23.

Medianschnitt durch den vorderen Teil des Mundbodens einer Alyteslarve (Stadium XIII). Die medianen Teile des Muscul. hyoglossus (hygl.) und genioglossus (gengl.) strahlen in die Zunge ein; der noch eben erkennbare Wulst vor der Zunge ist in Begriff mit in den vorderen Abhang der Zunge aufgenommen zu werden. Copula a (Cop. a) ist schon bedeutend kleiner geworden. Cop. b. Copula. b. U. K. Unterkiefer. Myl. Musculus mylohyoideus. genhy. Reste des Musculus geniohyoideus. Hz. Hornzähne.

Vergrösserung ca. 1:16.

Buckel wird bei der Entwickelung der Muskel näher erläutert werden.

Dieser Wulst wird nun im Laufe der weiteren Entwickelung mit in die definitive Zunge hineingezogen, sodass diese zuletzt vom Unterkiefer durch die Falte abgegrenzt ist, die in früheren Stadien den Wulst von ihm trennte.

Wir haben also hier, wie ich wohl vorgreifend bemerken darf, durchaus an die bei Urodelen beschriebenen Thatsachen erinnernde Verhältnisse; auf Besonderheiten und Unterschiede habe ich natürlich noch ausführlich einzugehen.

Hier bei Alytes, wie dort bei Salamandra und Triton wird der endgültige Beweis erst durch sorgsames Studium der Muskelentwickelung gebracht, auf die wir nachher noch im Zusammenhang einzugehen haben.

Diesen Vorgang habe ich in allen Einzelheiten lückenlos verfolgt, hauptsächlich an Sagittalschnitten, die für das Studium durchaus erforderlich sind. An Querschnitten allein ist es fast unmöglich, jedenfalls ohne Rekonstruktion ausserordentlich schwer Klarheit zu erlangen.

Ein wichtiges Stadium (XIII) ist in Textfig. 23 abgebildet, wir gebrauchen es nachher noch einmal für die Muskelentwickelung.

Dort sehen wir die hinten wohl abgegrenzte Zunge stark in die Mundhöhle hervorragen. Der Wulst, der in Textfig. 20 und 22 noch vor der Zunge, zwischen ihr und dem Unterkiefer liegt, ist in den vorderen, sanft abfallenden Abhang der Zunge mit hineingezogen. Der vordere Rand der Zunge liegt dicht hinter dem Unterkiefer, hinter der noch immer deutlichen Furche, die früher den queren Wulst von dem Unterkiefer trennte.

Dies wird dadurch noch weiter zur Evidenz klar gemacht, dass auch an diesem Präparat noch das ursprünglich vordere Ende der Zunge leicht kenntlich ist durch die ziemlich hohe Papille, die wir in jüngeren Stadien konstant an jenem vordersten Punkte sahen.

Zwischenstadien zwischen diesem eben geschilderten und den früheren, in denen also noch die aborale Furche des queren, vor der Zunge gelegenen Wulstes mehr oder weniger deutlich zu sehen ist, habe ich mehrfach beobachtet; wir werden sie auch noch bei der Muskelentwickelung kennen lernen (Textfig. 28).

Die Art der Einverleibung dieses Wulstes in die Zunge ist, wie ersichtlich, verschieden von dem vergleichbaren Vorgange bei Salamandra. Dort besteht ein durchaus ähnlicher Wulst, der aber durch Verwachsung (cf. Seite 542) an die primitive Zunge herankommt. Hier wird die den Wulst von der hinter ihm liegenden primitiven Zunge trennende Einziehung oder Falte dadurch zum Verschwinden gebracht, dass sie verstreicht, dass ihre tiefste Stelle durch Erhebung auf ein gleiches Niveau gebracht wird, wie die hinten liegenden Teile. Welche Ursache dies bedingt, wird uns das folgende Kapitel lehren.

Jetzt erst haben wir das Material kennen gelernt, das zur Bildung der definitiven Zunge des Tieres verwendet wird; nun ist auch die orale Grenze der Zunge da: diese liegt in der Falte, die den vorderen Wulst des Mundbodens von dem Unterkiefer trennt. Wenn wir im vorstehenden von einer Zunge oder Zungenanlage der Larven gesprochen haben, dann ist niemals damit gemeint gewesen, dass aus den so bezeichneten Gebilden die definitive Zunge wird, diese setzt sich zum wesentlichsten Teile aus dem eben als besonders wichtig geschilderten vorderen Wulst zusammen, der sich an die primitive Zunge anlegt, die den hinteren Teil und die hintere Grenze der definitiven Zunge liefert. Streng genommen dürfen wir das, was wir oft als primitive Zunge hier bei diesem Anur bezeichnet haben, eigentlich nicht so benennen. Damit muss nämlich die Vorstellung erweckt werden, als wenn diese Bildung dem gleichbenannten Organ der Urodelenlarven homolog wäre. Das ist aber nicht der Fall; nur in der allerersten Larvenzeit besitzt Alytes eine Zunge, die wir ohne Schwierigkeit der primitiven oder Fischzunge der Urodelenlarven gleichstellen können. Diese bleibt aber in ihrer charakteristischen Form nicht lange bestehen, nur ihre ovale Spitze, die weitere Neubildungen erfährt, erinnert der Form nach an die primitive Zunge jener niederen Klassen. Trotzdem mag die Bildung diese Bezeichnung weiter

führen, weil sie in der That eine primitive Zunge ist, die erst durch Anlagerung benachbarter Partien, die ursprünglich gar nicht zu ihr gehörten, in die definitive Zunge umgewandelt wird. Diesen Punkt haben wir später bei der Vergleichung der Zungenbildungen noch eingehender zu erörtern.

Nun sind wir mit dem Wesentlichen der Entwickelung der Form der Zunge am Ende. Wenn der in Textfigur 22 noch flache vordere Abhang der Zunge allmählich vorgebuckelt wird, dass er stärker in die Mundhöhle vorragt, und wenn die Zunge im Weiterwachsen allmählich die Anheftungsstelle am Boden des Mundes überwuchert hat, sodass die Bänder frei überhängend werden, so ist die definitive Form der Zunge des ausgebildeten Tieres bald erreicht, die also im wesentlichen nun durch gleichmässiges Weiterwachsen aller Teile des Organs entsteht.

Viele Einzelheiten werden wir allerdings noch bei der Entwickelung der Muskulatur nachzutragen haben, ohne die natürlich ein volles Verständnis der ausgebildeten Form nicht möglich ist.

3. Sublinguale Wulstbildung.

Wir müssen hier noch auf eine Bildung aufmerksam machen, die bei Alytes nur in sehr geringem Grade im Vergleich mit den anderen untersuchten Anuren auftritt. Betrachten wir die Textfigur 21, so fällt auf, dass die eigentliche Zunge noch auf einer breiteren Unterlage aufsitzt, die ihrerseits wohl von den seitlich gelegenen Partien des Mundbodens abgegrenzt ist; der Kontur des Seitenrandes der Zunge läuft also nicht direkt nach abwärts in den Graben, der die Zungengegend vom Mundboden trennt, sondern bildet noch einen stumpfen Höcker, der dann erst in jene Grube abfällt. Am vorderen Teile der Zunge (von dem ein Schnitt in Textfigur 30 abgebildet ist) ist

diese Bildung nur undeutlich vorhanden. Wenn man noch weiter hinten gelegene Schnitte durchsieht, dann stellt sich heraus, dass sich die Bildung hinter der Zunge allmählich in den Boden der Mundhöhle verliert. Man muss sich demnach folgendes Bild von dieser Formation machen: unter dem hinteren Teil der Zunge liegt ein Wulst am Boden der Mundhöhle, auf dem die Zunge sitzt, und der sich aboral breiter werdend noch hinter der Zunge eine Strecke weit hinzieht, um dann allmählich in das Niveau des übrigen Mundbodens überzugehen.

Die Entstehung dieses unter der Zunge gelegenen Wulstes, der zugleich breiter ist als die Zunge selbst, fällt in eine Zeit, wo die definitive Zunge schon im wesentlichen fertig ist, etwa zur Zeit des Stadium XII. Alsdann tritt an dem seitlichen Abhang der Zunge, der bis dahin gleichmässig abfiel, jene Falte auf, die die Zunge von dem unter ihr liegenden Wulst trennt. An der Zunge des vollständig ausgebildeten und des erwachsenen Tieres ist der Wulst so gut wie gar nicht mehr vorhanden. Wir haben es also in diesem sublingualen Wulst bei Alytes nur mit einer vorübergehenden Bildung zu thun, die wohl kaum aufgefallen wäre und die ich kaum zu beschreiben brauchte, wenn sie nicht bei anderen Anuren eine grössere Bedeutung hätte, schon deswegen, weil Fasern des Musculus genioglossus in sie hineingelangen. Davon habe ich aber bei Alytes keine Spur entdecken können. Später werden wir bei anderen Anuren noch darauf einzugehen haben. Man kann wohl mit Recht die Vermutung aussprechen, dass Alytes dies Gebilde deswegen nur rudimentär besitzt, weil seine Zunge fast den ganzen zwischen den Unterkiefern gelegenen Teil des Mundbodens einnimmt.

4. Entwickelung der Muskeln und Nerven.

Die Nerven und Muskeln sollen der nahen Beziehung wegen, die diese Gebilde mit einander (zum Teil wenigstens) haben, auch zusammen besprochen werden.

Als grössere Stämme treten der Nervus glossopharyngeus (IX) und die Äste des Hypoglossus (XII) in die Zunge ein. Auf diese wird hier allein zunächst Rücksicht genommen.

In den frühesten Stadien, wo von eigentlicher Zungenanlage noch nichts zu sehen ist, tritt der Nervus glossopharyngeus in den cerebralwärts gelegenen Teil des dritten Visceralbogens ein, begiebt sich aber noch nicht — so weit sich dies bei der schwierigen Unterscheidung der einzelnen Gewebe überhaupt erkennen lässt — zum Boden der Mundhöhle. Vom Nervus hypoglossus ist in der in Frage kommenden Gegend noch nichts zu erkennen.

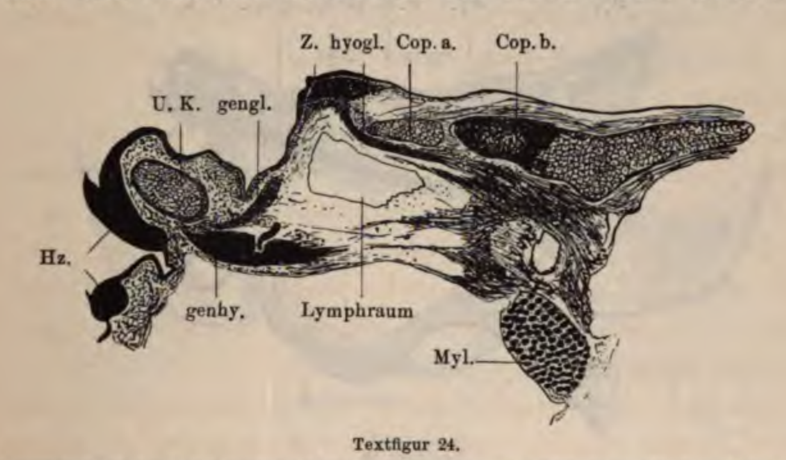
In Stadium II und III ist der Glossopharyngeus etwas weiter nach vorn hin zu verfolgen. Wir sahen, dass der Boden der Mundhöhle mit einer Spitze hervorragt; an dem lateralen Rande dieser Bildung ist der Nervus glossopharyngeus zu finden, dort endet er in der Nähe zweier niedriger Papillen, die am kranialen Ende der Hyoidknorpelanlagen, die sich schon ganz gut differenziert haben, liegen.

In dieser Zeit lässt sich auch schon der kaudokranialwärts vorwachsende Musculus geniohyoideus erkennen, der neben der Mittellinie als im Querschnitt rundlicher Strang liegt. In das kaudale Ende dieses Muskels tritt der Nervus hypoglossus ein, geht aber nicht mit nach vorn, wenigstens nicht so, dass ein irgendwie erheblicher Strang nach vorn zu verfolgen wäre. Wahrscheinlich, sogar ziemlich sicher, laufen Achsencylinder in dem Muskel nach vorn zu den vorderen Muskelfasern, aber diese sind natürlich bei den gewöhnlichen, nicht spezifischen Färbungen nicht zu erkennen.

Im Stadium V tritt der N. glossopharyngeus viel weiter nach vorn, zu jener Stelle, die oben schon als Zungenanlage gedeutet worden war; er endet nämlich unter der Stelle, an der sich die hohen schlanken Papillen befinden, die am oralen Anfang der Zungenanlage stehen; er tritt also schon zu einer Gegend,

die später Zunge wird, während er vorher weit hinter dieser Gegend endete. Über sein weiteres Verhalten ist nun nicht mehr viel zu sagen, denn seine einzelnen Äste wurden nicht im speziellen verfolgt.

Der Nervus hypoglossus tritt in den Musculus geniohyoideus ein und ist etwas weiter als im vorigen Stadium nach vorn zu verfolgen. Auf Medianschnitten ist nun besonders deutlich zu sehen, dass feine Zellreihen untermischt mit feinen Fasern unter der



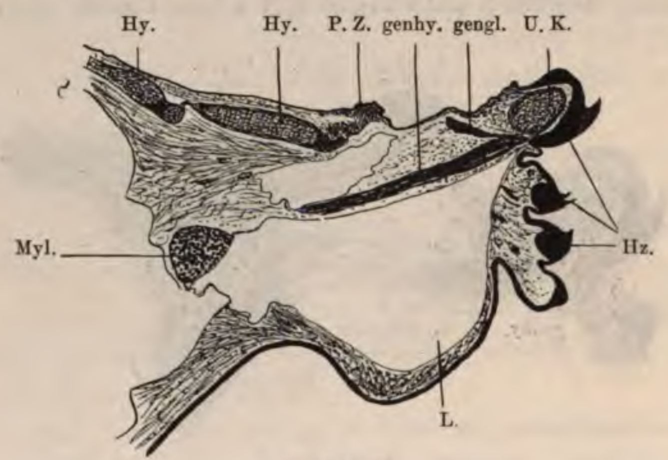
Textfigur 24.

Sagittalschnitt durch den vorderen Teil des Mundbodens einer Alyteslarve (Stadium VII) dicht neben der Mittelinie. Zungenanlage (Z.) nach vorn gut, nach hinten nicht abgegrenzt. Einstrahlung der Anlage des Musculus hyoglossus (hygl.) in die Zunge. Der sonst (cf. Textfig. 22) vor der Zunge liegende Wulst liegt hier etwas nach unten, in ihn strahlt die Anlage des Musculus genioglossus (gengl.), der an der Stelle entspringt, wo der Musculus geniohyoideus ansetzt (genhy.). In letzteren Muskel tritt der Nervus hypoglossus ein. Cop. a Copula a. Cop. b Copula b. U. K. Unterkiefer. Myl. Musculus mylohyoideus. Hz. Hornzähne. Die äussere Haut der Unterseite des Unterkiefers ist nicht gezeichnet.

Vergrösserung ca. 1 : 30.

Copula a entlanglaufen, um dann aufwärts stark umzubiegen und in die Zungenanlage auszustrahlen (Textfigur 24). Verfolgt man diese Reihen und Fasern kaudalwärts, dann gehen sie ganz spitzwinklig an die obere, der Mundhöhle zugewendete Seite des M. geniohyoideus und vereinigen sich dann mit Fasern, die dem N. hypoglossus angehören. Es stellt sich also heraus, dass ein Bündel von Fasern und Zellen, die vom M. geniohyoideus stammen oder wenigstens mit ihm zusammenhängen,

in die kaudal ein Ast des N. hypoglossus eintritt, in die Zungengegend gelangt. Zum Teil ist es schwer, ja sogar unmöglich die Muskelfasern von den Nervenfasern zu unterscheiden. Dass es sich hier um die Anlage des Musculus hyoglossus handelt, ist leicht durch Verfolgung späterer Stadien zu entscheiden. Natürlich ist dieser Muskel paarig und tritt von jeder Seite unter der Copula hervor, um in die Zunge auszustrahlen.



Textfigur 25.

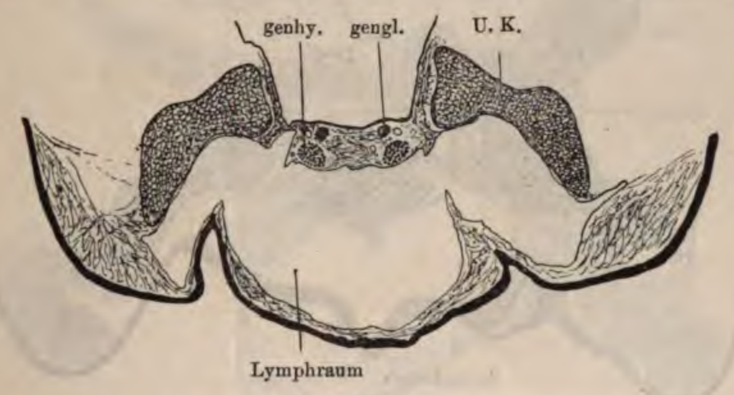
Sagittalschnitt durch den vorderen Teil des Mundbodens einer Alyteslarve (Stadium VII). Der Schnitt ist neben der Medianebene geführt, so dass die Zungenanlage (P. Z.) nur angeschnitten ist. Drei Gruppen von Hornzähnen (Hz.) liegen vor, hier auch unter dem Unterkiefer (U. K.) in der unteren Wand des rüsselförmig verlängerten Mundeinganges. Myl. Musculus mylohyoideus. genhy. Musculus geniohyoideus. gengl. Anlage des Musculus genioglossus, der in ganzer Ausdehnung längs getroffen ist, und zu einem kleinen vor der Zunge gelegenen Wulst hinzieht, das Epithel aber noch nicht erreicht hat. Hy. Zungenbein. L. Lymphraum

Vergrösserung ca. 1:20.

Auch die Anlage des M. genioglossus ist jetzt zu sehen. Auch er entwickelt sich aus dem M. geniohyoideus. Man sieht nämlich dorsal von der Stelle seines Ansatzes an dem Unterkieferknorpel einen Strang von [Zellen spitzwinklig entspringen, der in fast unverminderter Stärke nach dem Mundboden hinzieht, aber nicht in die primäre Zunge einstrahlt, sondern mit kolbenförmiger Verdickung in dem vor der Zunge gelegenen schon beschriebenen Wulst

endet (Textfigur 25). Die Ausdehnung dieser Anlage, auf Querschnitten gemessen, beträgt ungefähr 90 μ. Sie besteht aus rundlichen, dicht neben einander liegenden Zellen, die auf dem Längsschnitt schon eine Anordnung in eben erkennbaren Reihen zeigen. Muskelfasern selber sind aber noch nicht zu sehen, während der Geniohyoideus schon deutliche Fasern enthält.

Ebenso sind noch keine Nervenfasern histologisch in dieser Anlage differenzierbar. Während die Anlage des M. hyoglossus



Textfigur 26.

Querschnitt durch den vordersten Teil des Mundbodens einer Alyteslarve (Stadium V) vor der Zungenanlage. U. K. Unterkieferknorpel. gengl. Anlage des Musculus genioglossus. genhy. Musculus geniohyoideus. Die Anlage des Musculus genioglossus ist nahe an ihrem aboralen Ende getroffen. Die untere schwarze Linie ist die Epidermis der äusseren Haut.

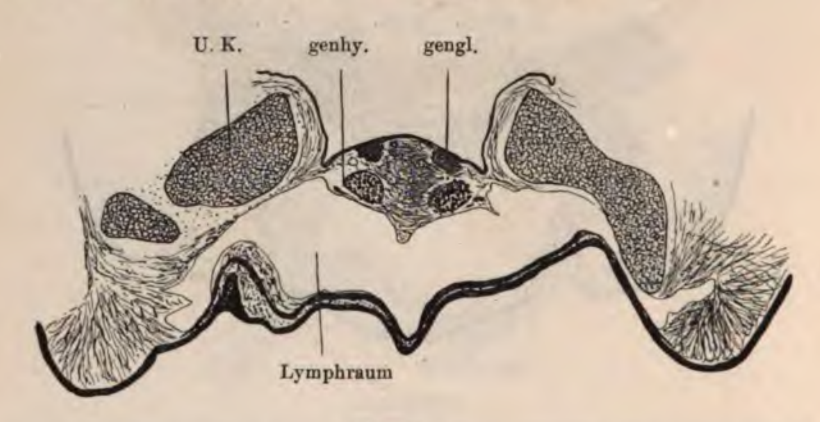
Vergrösserung ca. 1 : 20.

von Anfang an aus feinsten Fasern besteht, neben denen Zellkerne liegen, die offenbar langgestreckten Zellen angehören, besteht die Anlage dieses Muskels, dessen Beziehungen zur Zunge wir allerdings noch erst kennen lernen müssen, zunächst aus Zellhaufen oder Zellreihen, ohne dass erhebliche Mengen von Fasern sichtbar sind.

Die Entfernung des zungenwärts gerichteten Teiles dieser Anlage von dem Epithel des Mundbodens ist an der Textfigur 26 zu erkennen.

Bei etwas älteren Larven Std. VIII erreicht dann diese Muskelanlage das Epithel des Mundbodens, nimmt an Dicke nicht unbedeutend zu, aber noch keine Faser ist in die Zunge hinein zu verfolgen (Textfigur 27).

Über den N. glossopharyngeus ist nun, nachdem wir sein Eintreten in die Zunge schon konstatiert hatten, nicht sehr viel mehr zu sagen. Er nimmt natürlich stark an Fasermasse und an Ästen innerhalb der Zunge zu, sodass reichliche feine Äste von ihm in allen späteren Stadien gefunden werden.



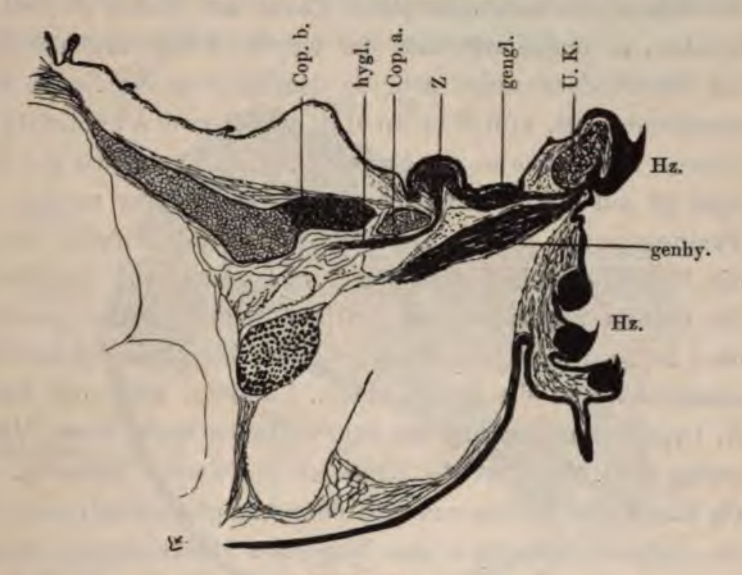
Textfigur 27.

Querschnitt durch den vor der Zunge gelegenen Wulst einer Alyteslarve (Stadium X). Direkt unter dem Mundhöhlenepithel liegt das zungenwärts gerichtete Ende der Anlage des Musculus genioglossus (gengl.), unter der der Querschnitt des Musculus geniohyoideus (genhy.) sichtbar ist. U. K. Unterkieferknorpel. Die untere dicke schwarze Linie ist die Epidermis der äusseren Haut der Unterseite des Unterkiefers.

Vergrösserung ca. 1 : 20.

Den N. hypoglossus sahen wir in den hinteren Teil der Anlage des M. hyoglossus eintreten. Mit dem Zunehmen der Fasermasse dieses Muskels, der aber immer noch nicht deutlich quergestreifte Muskelfasern enthält, während z. B. andere Zungenbeinmuskeln deutlich ausgebildete Fasern besitzen, wächst auch sein Volumen und er ist dann auch zungenwärts deutlicher differenzierbar und allmählich mit dem Muskel in die Zunge hinein zu verfolgen.

Die Fasern des N. hypoglossus, die man in dem M. geniohyoideus nach vorn verlaufen sieht, entsenden am Kieferende dieses Muskels einen starken Ast, der im spitzen Winkel scharf umbiegend dorsalwärts in die Anlage des M. genioglossus hineingeht (Std. V). Dieser Ast geht also in die Muskelanlage lange vorher, ehe sie die Zunge selbst erreicht hat.



Textfigur 28.

Sagittalschnitt neben der Mittellinie durch das vordere Ende des Mundbodens einer Alyteslarve (Stadium XI), Musculus hyoglossus (M. hygl.) und Musculus genioglossus (gengl.) beginnen in die Zungenanlage (Z.) einzustrahlen. Zunge nach vorn und hinten gut abgegrenzt, aber der Wulst vor der Zunge ist noch zu erkennen; in ihm lag das ursprüngliche Ende der Anlage des Musc. genioglossus, dessen Verdickung immer noch zu erkennen ist. U. K. Unterkiefer. 'genhy. Musc. geniohyoideus. Cop. a Copula a. Cop. b Copula b. Hz. Hornzähne.

Vergrösserung ca. 1:20.

Die Anlage des M. genioglossus ist noch im Stadium VI, entfernt von der Zunge, als am Ende kolbig verdickter Strang von ca. 450 μ Länge, der dicht unter dem Epithel aufhört, zu finden.

Aber im nächsten Stadium (XI) beginnt von jenem dicken zungenwärts gerichteten Ende aus bereits das Einwachsen von Fasern in die Zunge. Textfigur 28 zeigt die beiden

Muskeln, den Hyoglossus und den Genioglossus in die Zunge einstrahlen. Der Genioglossus zeigt vor der Zungenanlage deutlich die starke Verdickung, die sein früheres Ende darstellte; auch der dortliegende Wulst ist noch zu erkennen.

Der Nerv des Musculus genioglossus ist noch nicht in die Zunge hinein zu verfolgen.

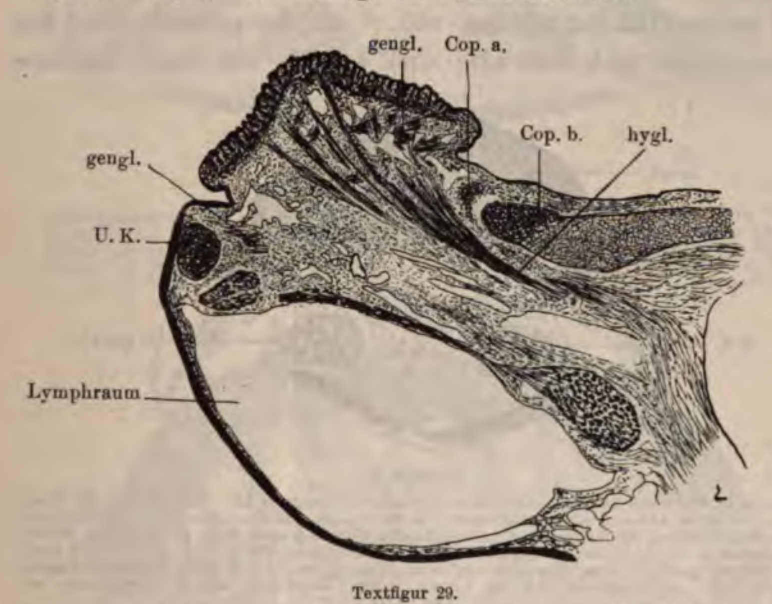
Wenn wir nun eine ältere Larve auf diesen Muskel hin ansehen, so finden wir, dass der vor der Zunge liegende Wulst des Mundbodens nicht mehr so deutlich von der Zunge selbst abzugrenzen ist, sondern in den vordereu Abschnitt der Zunge mit hinein gezogen ist. Beim Vergleich der Textfigur 28 mit der Nr. 23 wird dies Verhältnis klar werden. Der Vorzungenwulst ist zum vorderen Abhang der ziemlich stark in die Mundhöhle hineinragenden Zunge geworden. Zugleich ist der mittlere angeschwollene Teil des M. genioglossus geschwunden; letzterer zieht jetzt ähnlich wie der Hyoglossus gleichmässig ausstrahlend in die Zunge hinein. Nun ist auch der Ast des N. hypoglossus deutlich an der ventralen Seite dieser Muskelanlage weit hinein in die Zunge zu verfolgen. Dadurch, dass die Kerne des Nerven rundlich oder stumpf elliptisch sind, wird die Unterscheidung von den länglichen Muskelkernen etwas erleichtert; denn immer noch nicht sind isolierbare Muskelfasern mit Querstreifung in der Zungenmuskulatur zu sehen, wenn auch die bisher vorhandenen Zellreihen von feinen Faserchen abgelöst sind.

Die Entwickelung des M. genioglossus erklärt uns also das Verschwinden der Falte, die den vor der Zunge gelegenen Wulst ursprünglich von dem vorderen Ende der Zungenanlage trennte. Die in diesem Wulst anfänglich endende Muskelanlage drängt im Weiterwachsen, indem die Fasern nach der Zunge hin streben, die Faltenbucht in die Höhe und lässt die Falte selbst verschwinden.

Wenn wir Muskelanlage mit Muskel identifizieren dürften, so könnten wir sagen, ein Muskel der ursprünglich am Mund-

boden endete, wächst allmählich in die Zunge hinein, indem zugleich dieser Teil des Mundbodens mit zur Zungenbildung verwendet wird. Wie nahe die Zunge am Ende der Metamorphose an den Unterkiefer grenzt, demonstriert sehr deutlich die Textfigur 29.

Zu dieser Zeit beginnt noch eine bemerkenswerte Einrichtung der ausgebildeten Zunge sich zu entwickeln.



Textfigur 29.

Medianschnitt durch die Zunge und den Unterkiefer (mit äusserer Haut) einer Alyteslarve (Stadium XIV). Der Wulst vor der Zunge ist nicht mehr zu sehen, ist also vollkommen in den vorderen Teil der Zunge mit hineinbezogen. So ist die Zunge viel näher dem Unterkiefer (U. K.) gerückt. Die einstrahlenden Bündel des Muscul. hyoglossus (hygl.) sind von Lymphräumen begleitet. Nur geringe Teile des Musculus genioglossus sind zu sehen. Vor der Copula b (Cop. b) liegt der ganz rudimentäre Rest der Copula a (Cop. a).

Vergrösserung ca. 16 fach.

Die grossen Lymphräume, die sich unter dem Zungenbeine und der Kiemenkiefermuskulatur schon frühzeitig finden, fangen jetzt an in die Zunge vorzuwachsen. Sie dringen dort entlang den einstrahlenden Bündeln des M. hyoglossus hinein, was man namentlich deutlich auf Sagittalschnitten verfolgen kann (Textfigur 29).

Die einzelnen Bündel dieses Muskels werden in regelmässigen Abständen von der ventralen Seite her in Lymphräume eingebettet, sie tauchen also dorsalwärts mit dem Gewebe des Zungenrückens zusammenhängend in Lymphspalten ein, wie ein Querschnitt in Textfigur 30 gut demonstriert. Da nun die Faserbündel des M. genioglossus sich regelmässig mit denen des Hyoglossus verflechten, so stossen diese — wenn man den Vergleich mit serösen Häuten machen will — an das parietale Blatt der Lymphspalte und sind also auch seitlich von diesen Räumen



Textfigur 30.

Querschnitt durch die Zungenanlage einer Alyteslarve (Stadium 12). Das Epithel der Zunge ist als einfache schwarze Linie gezeichnet. In der Zunge sind Querschnitte von Muskelfaserbündeln gezeichnet, die ventral von Lymphräumen bekleidet sind, diese gehören dem Muscul. hyoglossus an (hyogl.); die Schrägschnitte von Muskelbündeln, die von unten her in die Zunge einstrahlen, gehören dem Musc. genioglossus (gengl.) an. IX Nervus glossopharyngeus. Genhy. Musc. geniohyoideus, der im Innern seinen Nervenast vom N. hypoglossus enthält (XII).

Vergrösserung ca. 1 : 35.

begrenzt; eigene Räume haben diese Faserbündel nicht, sie liegen nur zwischen den Räumen, die mit dem Hyoglossus hineingewachsen sind. Erst in späten Stadien findet man auch dorsal von diesen Räumen andere Lymphgefässe, die unmittelbar unter dem Zungenrücken liegen. Dann kann es wohl auch vorkommen, dass Hyoglossusbündel vollkommen frei im Lymphraum eingeschlossen liegen, wie Textfigur 31 zeigt.

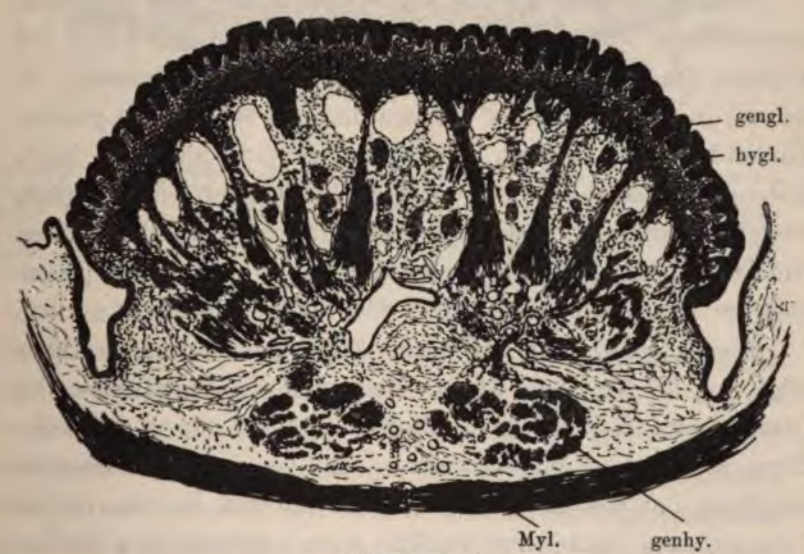
In der Zunge des erwachsenen Tieres liegen dann schliesslich alle Muskelbündel von Lymphe rings umflossen, wie die Text-



Textfigur 31.

Querschnitt durch den weiter hinten gelegenen Teil der Zunge einer Alyteslarve (dasselbe Exemplar wie Textfigur 32) (Stadium XV). Besonders gut ist das Einstrahlen der Bündel des Muscul, genioglossus (gengl.) zu sehen und die Lymphräume, die ventralwärts die Bündel des Hyoglossus (hygl.) umgeben. Hy. Hyale. genhy. Musc. geniohyoideus, in dem der M. hypoglossus liegt (XII). Unten ist der hintere Rand des Musc. mylohyoideus angedeutet.

Vergrösserung ca. 40 fach.



Textfigur 32.

Querschnitt durch den vorderen Teil der Zunge einer Alyteslarve (Stadium XV). Das Epithel mit den Drüsenanlagen ist als einfache schwarze Linie gezeichnet. Unter dem Epithel liegt eine sich eng verflechtende Lage von Muskelfasern, in die die aufsteigenden Fasern des Muscul. genioglossus einstrahlen (gengl.). Dazwischen liegen Lymphräume und die quer getroffenen Bündel der Muscul. hyoglossi. Unter der Zunge liegen jederseits die Bündel der Muscul. geniohyoidei (genhy.) und die Musc. mylohyoidei, die nicht vollständig gezeichnet sind.

Vergrösserung ca. 45 fach.

figur 33 beweist. Nur die Fasern, die am Zungenrücken zwischen die Drüsen ausstrahlen, sind direkt vom Bindegewebe umgeben und entbehren dieser eigentümlichen Lymphspalten. So weit ich das an meinen Präparaten entscheiden konnte, stammen alle Lymphräume der Zungenmuskulatur von den mit dem M. hyoglossus einwandernden ab, auch die, die sich in Textfigur 32 unter dem Zungenrücken befinden.

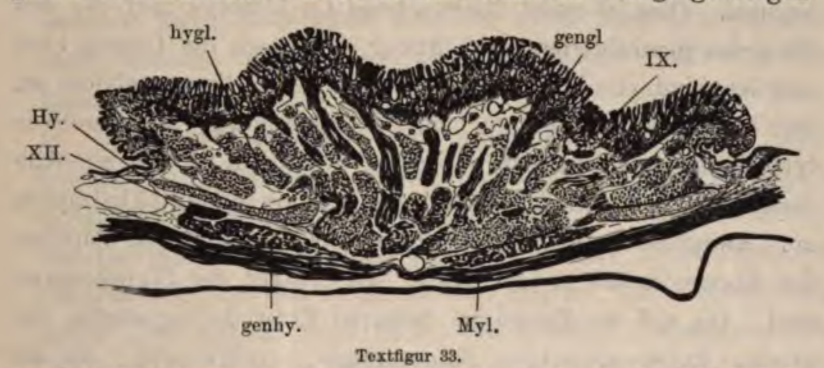
Wir haben bei der Schilderung dieses Lymphapparates der Zunge schon Rücksicht genommen auf die entwickelte Zunge, obgleich die Muskulatur so weit noch nicht verfolgt war. Dies wäre noch kurz nachzuholen. Die Querstreifung der Zungenmuskulatur wird erst bei vierbeinigen Larven am Ende der Metamorphose deutlich, ungefähr auch zu der Zeit, wenn sich das rüsselförmige Maul der Quappe in die breite Mundspalte des ausgebildeten Tieres umwandelt.

Jüngere vierbeinige Larven zeigen zuerst nur vereinzelt quergestreifte Fasern; aber auch ohne diese sind schon bei früheren Stadien die Muskelfasern als solche zu erkennen, da sie viel mehr Protoplasma besitzen und so schon eine gewisse Ähnlichkeit mit Muskeln aufweisen, während sie doch lange Zeit nur aus Zellreihen mit wenigen, bindegewebig aussehenden Fasern dazwischen, bestanden. Auf die nicht uninteressanten Unterschiede in der Histiogenese der Zungenmuskulatur gegenüber der Körpermuskulatur kann hier nicht eingegangen werden.

Einen Querschnitt durch die Zunge eines grossen Alytes zeigt uns die Textfigur 33, an der auch die Verhältnisse der Lymphräume deutlich sind. Fast alle Bündel, die in grösseren Zügen sich in der Zunge verflechten, sind von derartigen Räumen umgeben, nur das dichte Geflecht von feineren Fasern, die im Zungenrücken unter und endlich auch zwischen den Drüsen liegen, entbehren derartige Räume.

Bis auf die angedeuteten Unterschiede zeigt die Zunge des erwachsenen Tieres auch keine besonderen Umwandlungen mehr.

Die beiden Hauptmuskeln, der Hyoglossus und der Genioglossus zerfallen in der Zunge in viele von einander getrennt verlaufende Bündel und Fasern, die sich mit einander und mit denen der anderen Seite reichlich verflechten, sodass an keiner Stelle die Andeutung eines Septum linguae vorhanden ist. Auch an dem Genioglossus, der, wie wir sehen werden, bei anderen Anuren verschiedene gut abgrenzbare Portionen aufweist, kann man ohne Zwang keine anderen Fasern nachweisen, als die, die sich in der angegebenen Weise in der Zunge verteilen; vor allem gehen von ihm keine Fasern zu dem nicht zur Zunge gehörigen



Textfigur 33.

Querschnitt durch die Mitte der Zunge des ausgewachsenen Alytes. Das Epithel mit den Drüsen ist einfach schwarz gezeichnet. Unter dieser Schicht liegen die sich verflechtenden Muskelfasern, in die hier die Fasern der Musc. genioglossi einstrahlen. Die quer getroffenen Bündel gehören alle den Musc. hyoglossi an. Lymphräume umgeben alle Bündel von Muskelfasern. Ein Septum linguae ist nicht zu erkennen. Hy. Zungenbein genhy. Muscul. geniohyoideus. Myl. Muscul. mylohyoideus. gengl. Genioglossus. Hygl. Hyoglossus. IX Glossopharyngeus. XII Hypoglossus. Die untere schwarze Linie ist das Epithel der äusseren Haut.

Vergrösserung ca. 10fach.

Mundboden oder zu dem bei Alytes ja auch nur vorübergehend auftretenden sublingualen Wulst.

Bei der Zunge des ausgebildeten Tieres ist unter dem dorsum linguae ebenfalls ein dichter Filz von Muskelfasern sichtbar, von dem aus zwischen die Drüsen der Schleimhaut reichliche feine Fasern ausstrahlen, worauf Gegenbaur auch schon aufmerksam gemacht hat, indem er auf die Bedeutung dieses Umstandes für die allmähliche Muskularisierung der Zunge in der Stammesentwickelung mit vollem Rechte hinwies.

5. Entwickelung der Drüsen.

Die Drüsen treten in der Zunge der ungeschwänzten Amphibien — denn die folgenden Beobachtungen erstrecken sich nicht nur auf Alytes, sondern auch noch auf die anderen untersuchten Anuren — ganz ausserordentlich spät auf. Wie die Textfiguren 29 etc. beweisen, sind Drüsenanlagen als epitheliale solide Einstülpungen erst vom Stadium XIV an zu erkennen, zu einer Zeit also, wo die Larven sich schon ganz am Ende der Metamorphose befinden, wo der Schwanz schon sich zu verkürzen beginnt. Dies ist recht überraschend im Hinblick auf die bei Urodelen geschilderten Verhältnisse, bei denen die Drüsen eher angelegt sind, ehe die Zunge der Form nach fertig ausgebildet ist. Der Entwickelungsvorgang der Drüsenbildung ist durchaus typisch und schliesst sich den sonst bekannten Bildern an. Alle diese tubulösen Zungendrüsen legen sich als solide Epithelzapfen an. Zwischen diesen Einsenkungen bleiben dann die Papillen der Zunge bestehen, die später die Träger der Sinnesorgane sind. Die auf der Zunge in früheren Entwickelungsstufen liegenden knospenförmigen Sinnesorgane verschwinden; ob sie sich in die Endscheiben des ausgebildeten Tieres umwandeln, kann ich nicht entscheiden. Ebenso bilden sich die zum Teil recht hohen, zottenartigen, über das Niveau der Schleimhaut herüberragenden Papillen allmählich zurück.

An der Zunge des Stadium XIV, in dem die Drüsenanlagen im allgemeinen recht wohl ausgebildet sind, fehlen sie nur an dem hintersten Abschnitt des Dorsum linguae, wo sie erst im weiteren Verlauf der definitiven Ausbildung der Zunge allmählich auftreten, denn die vollständig ausgebildete Zunge enthält auf dem ganzen Dorsum linguae Drüsen; aber ich habe beim erwachsenen Alytes doch einen Unterschied in der Form der Drüsen machen können. Während die Drüsen, die zuerst auftreten und fast das ganze Dorsum linguae mit Ausnahme jenes kleinen aboralen

Bezirkes einnehmen, lange, teilweise kolbig verdickte Schläuche bilden, deren Epithelzellen granuliert sind und sich mit Alauncochenille ziemlich intensiv färben, sind die später am hinteren Rande auftretenden Drüsen nicht so tiefe, breitere, mit grösserem Lumen versehene kryptenartige Hohlräume, deren Zellen teilweise ganz helles Protoplasma haben, also den Schleimzellen gleichen und mit langen Flimmerhaaren besetzt sind. Die diese Krypten auskleidende Schleimhaut gleicht durchaus der, die sonst den Boden der Mundhöhle des Tieres überzieht. Flimmerhaare habe ich in den Drüsen der Hauptmasse der Zunge weder in ihren Endstücken noch in ihren Ausführungsgängen finden können. (Vergl. auch die Angaben von Holl 87a über Rana.)

Die Drüsen des hintersten Abschnittes der Zunge unterscheiden sich also nur quantitativ, nicht qualitativ von den secernierenden Elementen des Mundbodens, während die Drüsen der Hauptmasse der Zunge auch qualitativ bemerkenswerte Unterschiede von den erstgenannten zeigen. Die Entwickelung beider Drüsenarten zeigt auch, wie erwähnt, bemerkenswerte Unterschiede, was ich wohl behaupten darf, obwohl ich die aboralen Drüsen nicht genau daraufhin untersuchen konnte, da mir nicht alle Zwischenstadien dafür zu Gebote standen. Immerhin ist das eine schon wichtig genug, dass diese Drüsen zu der Zeit noch nicht vorhanden sind, wo die spezifischen Zungendrüsen schon wohl entwickelt sind. Die Frage liegt nun ausserordentlich nahe: stammen diese eigentlichen Zungendrüsen allein von der Gegend des Larvenmundbodens ab, die bei der Ausbildung des Genioglossus an die primitive Zunge angelegt wird und lassen sich die hinteren kryptenartigen Bildungen von der Schleimhaut der primitiven Zunge ableiten? Diese Möglichkeit, lässt sich nicht ganz von der Hand weisen, wenn man auch nicht verschweigen darf, dass man in späteren Stadien, in denen die definitive Zunge eben ausgebildet ist, kein Mittel finden

kann, die beiden Teile der Zunge anatomisch-histologisch auseinander zu halten. Wenn dem so wäre, dann müsste man doch annehmen, dass der vordere Teil der definitiven Zunge die Überhand über den hinteren gewonnen hat, was immerhin wohl möglich ist. Das einzig sichere Merkmal zur Unterscheidung der beiden zur Zungenbildung verwendeten Mundbodengebiete wäre ein eventuell vorhandener Ductus thyreoglossus, da die mediane Thyreoideaanlage zwischen diesen beiden Gebieten liegen muss. Dieser ist mir bisher aber noch nicht bekannt geworden, auch habe ich in der Litteratur darüber nichts finden können. Für die Vergleichung der Urodelenzunge mit der der Anuren ist diese Frage von Bedeutung, und es wird seiner Zeit darauf noch einmal zurück zu kommen sein.

Bei den Anuren, deren hinterer Zungenrand frei ist (z. B. Rana) und weiter über die Anheftungsstelle als bei Alytes hinüberragt, sind auf dem Zungenrücken nur einheitliche Drüsen zu finden, die den bei Alytes die Hauptmasse der Zungendrüsen bildenden Formen entsprechen. Das scheint nach dem noch zu schildernden Entwickelungsgange wohl verständlich; denn bei diesen Formen muss der ursprünglich hintere Teil der Zunge mit zum Überzug der Unterseite der Zunge verwendet werden.

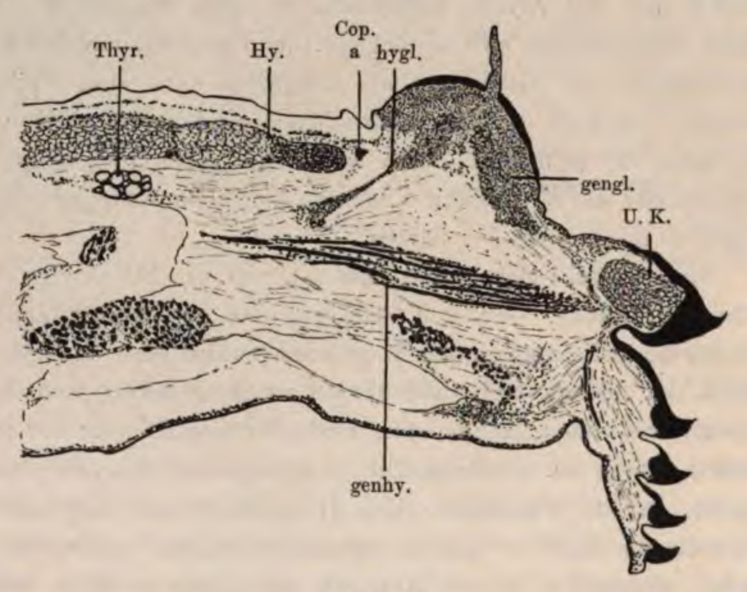
B. Rana temporaria.

1. Die ersten Entwickelungsvorgänge stimmen ausserordentlich genau mit den von Alytes geschilderten Verhältnissen überein. Es erscheint überflüssig, alle Stadien im einzelnen so detailliert zu beschreiben, wie bei jener Species. Am oralen Abschnitt des Mundbodens befindet sich die primitive Zunge, die bei Rana im ganzen breiter zu sein scheint als bei Alytes und ganz vorn auch wieder die äusserst charakteristischen langen Zotten besitzt. Sehr bald sieht man von dem Verlauf des Mus-

culus geniohyoideus feine Fasern als Anlage des Hyoglossus in die Spitze der primitiven Zunge hineinstrahlen (cf. Textfigur 34). Zu dieser Zeit ist ein ziemlich breiter Teil des Mundbodens zwischen diesem eben geschilderten Teil der Zungenanlage und dem aboralen Rande des Unterkiefers als ziemlich ebenes Feld, ähnlich wie bei Alytes vorhanden, zu dem allmählich eine dünne Muskelanlage sich hinbegiebt, die von dem dorsalen Teil des Ansatzes des Geniohyoideus entspringt und zum Epithel verläuft, um dort in dem beschriebenen Schleimhautgebiet vor der Spitze der primitiven Zunge zu enden. Über die genaueren Verhältnisse der Muskulatur kann ich hier keine weitergehenden Angaben machen als bei Alytes.

Nun vollzieht sich genau dasselbe, was wir bei Alytes beobachten konnten. Mit dem Stärkerwerden der Muskelanlagen, das bei beiden Zungenmuskeln gleichen Schritt hält, wird jener Bezirk der präcopularen Schleimhaut stark gehoben und legt sich an das vorspringende orale Ende der Copula oder der primitiven Zunge an. Damit strahlt dann auch der Musculus genioglossus in die Fasermasse des Hyoglossus aus. Eigentliche Muskelfasern sind in den Zungenmuskelanlagen noch nicht zu finden, während z. B. der Musculus genioglossus schon wohldifferenzierte derartige Fasern enthält. Ein Stadium im Sagittalschnitt von einer Larve von Rana temporaria, das uns das Einstrahlen des Musculus hyoglossus und des Musculus genioglossus zeigt, ist in der Textfigur 34 abgebildet. Das ursprüngliche Ende der primitiven Zunge ist hier wieder, ganz ähnlich wie dies bei Alytes geschildert wurde, markiert durch einige besonders hohe Zotten (cf. Figur). Diese kommen uns hier recht gut zu statten, um die für die Zungenbildung verwendeten Bezirke des Mundbodens abzugrenzen: aboralwärts von der Zotte liegt das Gebiet der primitiven Zunge, oralwärts davon das in den Buckel der Zunge hineingewölbte Gebiet des präcopularen Mundbodens.

Nun hat Rana eine Zunge ganz ähnlich der, die wir bei Alytes gefunden haben (cf. Textfigur 23), nicht nur bei den Larven von Alytes, sondern auch bei dem erwachsenen Tier, denn dieses hat eine fast überall festgewachsene Zunge, die sich nur pilzförmig über die Unterlage erhebt. Die weitere Ent-



Textfigur 34.

Sagittalschnitt durch den Mundboden und die Zungenanlage einer Larve von Rana temporaria, deren Körperlänge 12 mm beträgt, deren Hinterbeine im Vorsprossen begriffen sind. Auf der stark gewölbten Zunge sitzt die mehrfach erwähnte lange Papille, die das vorderste Ende der „primitiven" Zunge markiert. In die Zunge, die noch mit der ganzen Unterfläche dem Mundboden aufsitzt, strahlen die Anlagen der Musculi genioglossi und hyoglossi ein (gengl. hygl.). Hy. Hyale mit der Pars reuniens. Cop. a die rudimentäre Copula a. genhy. Musculus geniohyoideus. Thyr. Glandula thyreoidea. U. K. Unterkiefer. Dieser und der unter ihm lang herabhängende Zipfel, der den rüsselförmigen Mundeingang ventral begrenzt, tragen die Hornzähne. Die weiss gelassenen Stellen in der Abbildung sind Lymphräume.

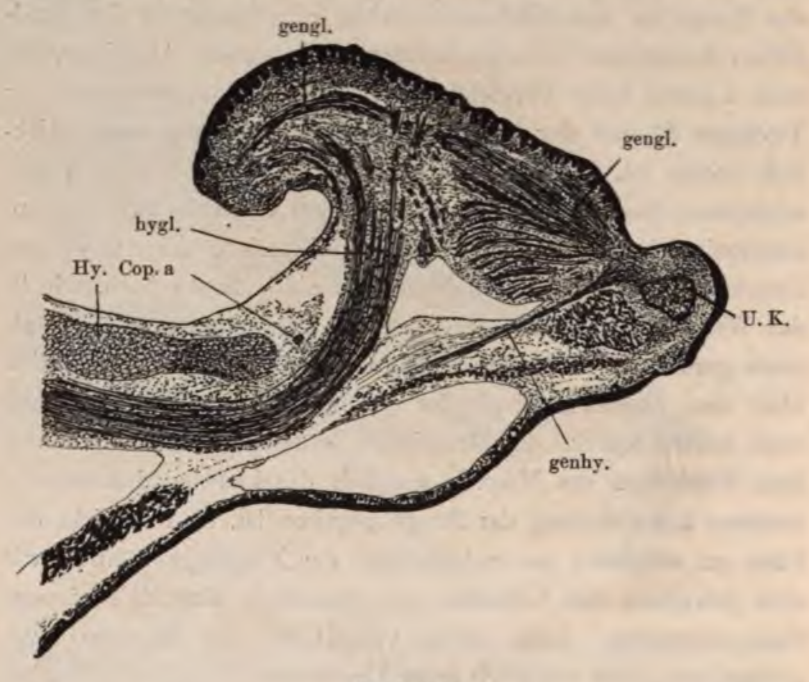
Vergrösserung 1 : 33.

wickelung der Zunge von Rana muss ich nun wesentlich von der von Alytes unterscheiden, denn die definitiven Formen sind bei beiden Species ja ausserordentlich different.

Dass die langen Zotten verschwinden, ist selbstverständlich, denn wir sehen bei ausgebildeten Tieren nichts davon; ebensowenig wie bei Alytes. Der wichtigste Punkt bei der Weiter-

entwickelung der Zunge von Rana ist der, dass die Stelle, die von der rundlichen Zunge eingenommen wird (Textfigur 34), beim ausgebildeten Tier, wie leicht verständlich, dem angewachsenen Teile der nach hinten frei in die Mundhöhle hineinragenden Zunge entspricht. Danach muss also die Ausbildung der Zunge im wesentlichen fernerhin ein Wachstum der rundlichen Anlage nach hinten hin zeigen. Dass diese Annahme, die man a priori beim Vergleichen des Entwickelungsstadiums der Textfigur 34 und der ausgebildeten Zunge machen kann, wirklich richtig ist, lehrt die Durchmusterung einer Serie von verschiedenen Stadien, die sich an das eben erwähnte anschliessen. Successive kann man an Sagittalschnittserien, die zu diesem Zwecke fast ausschliesslich brauchbar sind, beobachten, wie in der Wachstumsrichtung des Musculus genioglossus sein aboralwärts gerichtetes Ende den an ihm liegenden Schleimhautbezirk über den aboralen Rand der buckelförmigen Zunge hinaus nach hinten frei in die Mundhöhle hinein vorschiebt. Ob mit dem Wachstum des Muskels wirklich das kausale Moment der weiteren Entwickelung der Zunge gegeben ist, ist hier nicht der Platz zu erörtern; zur Schilderung der Vorgänge können wir aber jedenfalls dies Verhalten des genannten Muskels in jenem Sinne verwerten. Ganz analog verhält sich der Musculus hyoglossus, nur, dass natürlich seine Fasermasse nicht in der Wachstumsrichtung der Textfigur 34 weiterwächst, sondern mit dem bei weitem grössten Teile seiner Fasern aboralwärts umgebogen wird. Ein Stadium der Zungenentwickelung dieser Zeit demonstriert die Textfigur 35, so charakteristisch, dass es überflüssig erscheint, auf sämtliche Zustände, die sonst noch beobachtet wurden, genauer einzugehen. In dieser Abbildung ragt bereits ein hakenförmig umgebogenes aborales Stück der Zunge über den mit dem Mundboden verbundenen Teil der Zunge nach hinten. In diesen Zipfel strahlen bedeutende Massen von Fasern beider Zungenmuskeln nach und nach immer mächtiger hinein.

Die bei der ausgebildeten Zunge so verwirrende Durchkreuzung der Fasern beider Muskeln beginnt auch schon deutlich zu werden (vergleiche auch Textfigur 36) und ist, soweit möglich, auch bei dieser Schnittrichtung zu erkennen. Der Hyoglossus kommt unter der Copula des Hyobranchialskelettes hervor, biegt



Textfigur 35.

Sagittalschnitt durch die Zunge und den Unterkiefer etc. von einer zweibeinigen Larve von Rana temporaria. In die aboral schon ziemlich weit frei hervorragende Zunge strahlen die Musculi hyoglossi (hygl.) und genioglossi (gengl.) hinein. Vor dem Hyale (Hy.) liegt die Pars reuniens und die ganz rudimentäre Copula a. Die Lymphräume sind ganz frei gelassen. genhy. Musculus geniohyoideus. U. K. Unterkiefer. Auf der ganzen Oberfläche der Zunge sind die Drüsenanlagen bemerkbar.

Vergrösserung 1 : 33.

im aboral konvexen Bogen rechtwinklig um, und dann strahlen seine Fasern, im Gebiet der Zungenanlage angelangt, weiter umbiegend aboralwärts in den Zipfel aus, während die ursprünglich ventral gelegenen Fasern direkt aufsteigen, oder auch etwas schräg nach vorn zur Zungenoberfläche hin verlaufen. Der Musculus

genioglossus lässt auch auf dieser Abbildung zwei, auf der Textfigur 36 (Näheres darüber unten) dagegen drei Portionen erkennen, deren Verhalten natürlich bei der Durchmusterung der ganzen Serie noch deutlicher wird. Die eine bleibt dem früheren Zustand gemäss an den lateralen Gebieten der Schleimhaut des



Textfigur 36.

Querschnitt durch die Zunge (angewachsener Teil) und den darunter liegenden Teil des Mundbodens einer dreibeinigen Larve von Rana temporaria. Die pilzförmige Zunge zeigt auf ihrer Oberfläche zahlreiche Drüsenanlagen. Unter diesen liegt ein dichter Filz von Muskelfasern. Hygl. Bündel des Musculus hyoglossus, daneben und darunter Lymphräume. gengl.', gengl.'', gengl.''' die drei im Text erwähnten Portionen des Musculus genioglossus. Am Mundboden die Musculi geniohyoidei und mylohyoidei.

Vergrösserung 1:50.

Bodens der Mundhöhle liegen (Textfigur 36 gengl.'''), während seine Hauptmasse, entsprechend der Verlaufsrichtung der Fasern, zu dem aboralen Teil der Zunge hinstrahlt, und dort unter der Schleimhaut endet. Dieser Zungenteil des Muskels besteht zum Unterschied von Alytes aus zwei Abteilungen: einer medianen,

die mit der der anderen Seite zu einer untrennbaren, im Querschnitt (cf. Textfigur 36 gengl.') dreiseitigen Masse verschmolzen ist, aus der reichliche Mengen von Fasern in die Zunge hineinstrahlen, und je einer davon lateral liegenden (gengl.'') schmäleren Partie, die mehr zu den Seitenrändern der Zunge geht. Dass die Muskelfasern der rechten Seite in die der linken übergehen, ist auch jetzt schon nachzuweisen; in verstärktem Masse ist dies bei der fortschreitenden Entwickelung und namentlich bei der ausgebildeten Zunge der Fall. Die Funktion der Muskeln, die auch durch Reizung der überlebenden Muskeln nachgewiesen wurde, ist aus dem Verlaufe leicht zu verstehen: der Genioglossus, der ausserordentlich kräftig wirkt, krümmt die Zunge dorsalwärts um und schleudert sie zugleich aus dem Munde, während der Hyoglossus, die Krümmung aufhebt, und die Zunge in die Mundhöhle zurückzieht.

Die Durchkreuzung der Muskelfasern beider Zungenhälften erlaubt natürlich nicht, dass ein Septum linguae zustande kommt. Die hintersten Teile der Zunge beteiligen sich weiterhin nicht an der Durchkreuzung der Fasern, denn es wachsen nun die beiden hinteren lateralen Ränder der Zunge selbständig weiter aboral in die Mundhöhle hinein, und erhalten, soweit ich sehen konnte, nur die Fasern des Hyoglossus und Genioglossus je einer Seite. Dadurch entstehen die bekannten hinteren Zipfel der Froschzunge. Diese sind also nicht etwa auf eine paarige Anlage des Organes zurückzuführen, sondern sind sekundäre Erscheinungen, die wohl mit der paarigen Anlage der Zungenmuskel zusammenhängen; auch sie werden, wenn man so sagen darf, durch die aboralwärts wachsenden Muskel vorgestülpt.

Somit wäre die Form und die Muskulatur der Froschzunge klargestellt, soweit sie sich von der Zunge von Alytes unterscheidet; eine Ähnlichkeit beider besteht noch darin, dass auch die lateralen Bezirke der Froschzunge pilzförmig über den festgewachsenen Teil hinüberragen. Dies brauchte nicht erst er-

wähnt zu werden, wenn nicht diese Pilzform bei Rana noch stärker ausgebildet wäre. Ausgezeichnet demonstriert dies die Textfigur 36, die von einer dreibeinigen Froschlarve stammt Der Stiel des Pilzes ist bei Rana viel schlanker als bei Alytes, bei dem der ganze Mundboden fast von dem Stiel eingenommen wird; hier bleibt beiderseits ein ziemlich bedeutender Teil des Mundbodens frei von der Zunge.

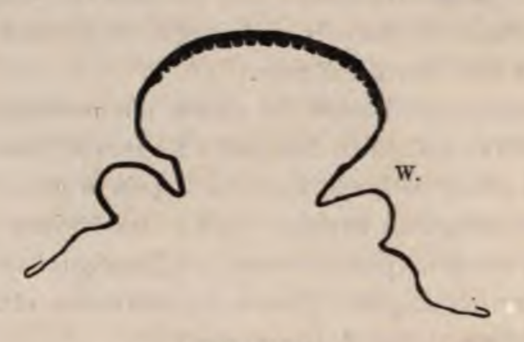
Das Hyobranchialskelett ist durch die mehrfach erwähnte Arbeit von Gaupp genau bekannt. Es unterscheidet sich von Alytes fast allein dadurch, dass die Copula a ganz rudimentär ist und nur kurze Zeit bestehen bleibt. Im übrigen sei auf die Darstellung von Gaupp verwiesen. (cf. Textfigur 34 u. 35 cop. a.)

Die Entwickelung der Nerven, Lymphräume etc. ist durchaus den Vorgängen bei Alytes ähnlich.

Über die Anlage der Drüsen ist ebenfalls auf die gleichen Verhältnisse bei Alytes zu weisen. Die Textfiguren 35 und 36 zeigen erste Drüsenanlagen.

2. Es ist von Interesse hier bei Rana sich noch nach jener sublingualen Wulstbildung umzusehen, die bei Alytes rudimentär ist, und während des Entwickelungsganges sogar fast vollkommen wieder verschwindet. Bei einer Larve von Rana temporaria, die zwei grosse Hinterbeine besass, zeigt eine Querschnittsserie nun deutlich neben dem angewachsenen Stiel der pilzförmigen Zunge je eine rundliche quergetroffene Falte (cf. Textfigur 37a), die weiter aboralwärts eine beträchtliche Strecke hin noch zu verfolgen ist, dann aber allmählich verstreicht, und sich nicht mehr vom Niveau des Mundbodens abhebt. Besonders wichtig ist, dass in die Schleimhaut dieser Falte eine Portion des Musculus genioglossus hineingeht, natürlich die, die, wie vorher erwähnt, in den Mundboden ausstrahlt. In der Textfigur 36 ist diese Portion mit gengl.''' bezeichnet; dort sind aber die beiden sublingualen Falten schon fast ganz wieder verstrichen, nur auf der rechten Seite ist noch eine Andeutung davon vorhanden.

Bei älteren Stadien zeigt sich dann immer deutlicher das vollständige Verschwinden der Falte, wie die Konturzeichnung in Textfigur 37 b beweist, die den Querschnitt des angewachsenen Teiles der Zunge und des Mundbodens eines eben fertigen



Textfigur 37 a.

Umrisszeichnung des Querschnittes des angewachsenen Teiles der Zunge einer Larve von Rana temporaria, die zwei lange Hinterbeine hat, zur Demonstration des vorübergehenden Wulstes (W.) (cf. Textfigur 36), auf dem die pilzförmige Zunge sitzt. Auf dem Zungenrücken die ersten Drüsenanlagen.

Vergrösserung ca. 1:30.



Textfigur 37 b.

Umrisszeichnung eines Querschnittes des angewachsenen Teiles der Zunge eines eben fertigen Frosches (Rana temporaria). Der sublinguale Zungenwulst ist fast vollständig verschwunden; die pilzförmige Zunge mit den stark überhängenden Rändern hat das ganze Dorsum mit Zungendrüsen besetzt.

Vergrösserung ca. 1:30.

Frosches zeigt, bei dem die charakteristische Pilzform gut zu beobachten ist, und wo unter dem freien Raude der Zunge allerdings hin und wieder Falten auftreten, die aber kurz sind und nicht mit jenen vorhin geschilderten verglichen werden

können. Das Verhalten des genannten Abschnittes des Musculus genioglossus bleibt natürlich davon unberührt, er strahlt wie bei der Darstellung der Anatomie der Zungenmuskeln erwähnt wurde, in den Mundboden auch beim ausgebildeten Tiere aus. Wir können also zusammenfassend sagen: auch bei Rana sitzt in einer bestimmten Periode der Entwickelung die Zunge auf einer unter ihr gelegenen wulstigen Bildung des Mundbodens auf, in deren lateralen Rand (zum Unterschied von Alytes) Fasern des Musculus genioglossus ausstrahlen. Später glättet sich die sublinguale Partie des Mundbodens wieder, und jene Wulstbildung hat so nur eine vorüber gehende Bedeutung.

C. Pelobates fuscus Hyla arborea. Bufo viridis.

Ganz anders ist es mit dieser Bildung bei Pelobates beschaffen. Bei diesem Tier ist die Wulstbildung viel mächtiger entfaltet, hier wurde ich überhaupt zuerst darauf aufmerksam, und kontrollierte dann erst den Entwickelungsgang der übrigen Anuren, um nach ähnlichen Bildungen zu fahnden.

Da mir von dieser Species nur wenige Stadien zur Verfügung standen, verzichtete ich auf die genaue Schilderung der Entwickelung der Zunge, zumal die Haupttypen der Anurenzunge in ihrer Entstehung dargestellt sind, und wende die Aufmerksamkeit ausschliesslich jener Wulstbildung zu. Soweit ich mich übrigens sonst orientieren konnte, sind prinzipielle Unterschiede in der Anlage und Ausbildung der Zunge von den anderen Anuren nicht vorhanden.

Das erste Auftreten der sublingualen Wulstbildung erinnert durchaus an die für Alytes gemachten Angaben, nur dass von da ab diese Bildung durchaus nicht verschwindet, sondern immer mächtiger wird, sich ziemlich weit hinter die Zunge in das Gebiet des Mundbodens erstreckt, und ausserdem beträchtliche

Massen von Fasern des Musculus genioglossus in sich aufnimmt. Ja es ist mir sogar wahrscheinlich, dass auch Fasern des Hyoglossus, soweit sich das bei den sich verwirrend eng verflechtenden Fasermassen mit Sicherheit feststellen lässt, in diese Wulstbildung hineinstrahlen. Sehr bemerkenswert erscheint mir, dass auch Fasern der Zungenmuskulatur noch aboral von der Zunge, wenn diese längst aufgehört hat, in diesen Wulst einstrahlen.



Textfigur 38.

Querschnitt durch den hinteren Teil des angewachsenen Abschnittes der Zunge und des Mundbodens von Pelobates fuscus, bei dem der Schwanz ganz rudimentär geworden ist. Die hier nur ziemlich niedrige Zunge (Z.) sitzt auf einem deutlich durch eine namentlich rechts tiefe Falte von ihr abgegrenzten Wulst, dessen Seitenränder nach aussen ziemlich stark konvex sind (W.). In die Zunge und den Wulst strahlen zahlreiche Muskelfasern von der grossen Muskelmasse, die fast die ganze Zunge und den darunter gelegenen Wulst ausfüllt, aus. Im Mundboden liegen die Musculi geniohyoidei und darunter der nach aussen einen spitzen Winkel bildende M. mylohyoideus (myl.). Lateral davon liegen die grossen Lymphräume (L.). U. K. Unterkiefer. Die Seitenpartien sind nur im Umriss gezeichnet. Auf dem Dorsum linguae sind die ersten Drüsenanlagen zu sehen.

Vergrösserung ca. 1 : 10,5.

Die Textfigur 38 giebt einen Querschnitt durch den hinteren Abschnitt der Zunge und des Mundbodens einer Larve von Pelobates fuscus, die vier wohl entwickelte Extremitäten besass, und deren Schwanz fast ganz geschwunden war.

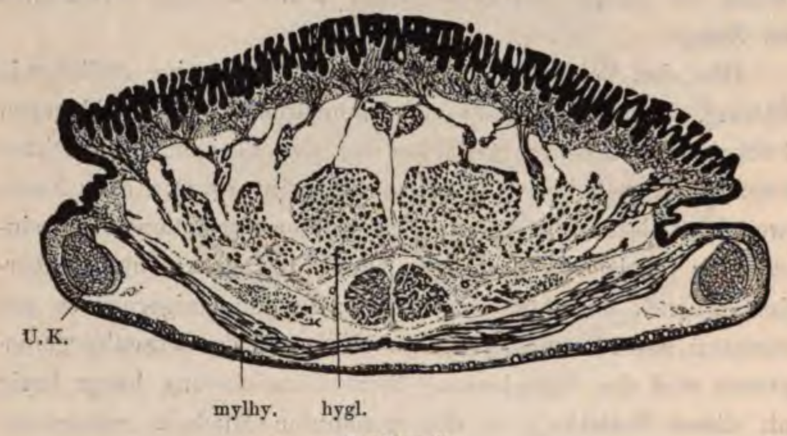
Der sublinguale Wulst ist durch eine tiefe Falte von der eigentlichen Zunge abgegrenzt; er erstreckt sich dann noch weiter nach hinten, wenn die Zunge schon längst aufgehört hat.

Wenn man den Mundboden eines fast fertigen Exemplares von Pelobates betrachtet, so sieht man also in dem Gebiet oral von dem Kehlkopfseingang den Mundboden lateral gegen die Unterkiefer hin durch tiefe Furchen abgegrenzt; dieser mediane sich etwas in die Mundhöhle vorwulstende Bezirk trägt weiter oralwärts die von ihm durch eine tiefe Einziehung abgegrenzte Zunge, deren Ränder namentlich hinten kräftig über ihren angewachsenen Teil hinüberragen. Nach vorn zu, unter dem vorderen Drittel der Zunge, verliert sich der Wulst in dem Seitenrande der Zunge.

Hier bei Pelobates ist dieser Wulst also eine auffallende Bildung, deren Mächtigkeit sich namentlich von den dagegen durchaus rudimentären Gebilden bei den übrigen untersuchten Anuren unterscheidet. Trotzdem erscheint es mir aber kaum zweifelhaft, dass die so verschieden grossen Formationen mit einander zu vergleichen sind, denn auch ihre Entwickelung ist übereinstimmend, und bei den Formen, die ihn einigermassen gut erkennen lassen, enden in ihm auch Fasern des Musculus genioglossus und des Hyoglossus. Seine Entwickelung hängt innig mit dieser Beziehung zu den genannten Muskeln zusammen, und geht parallel mit der Entwickelung der Zunge selber: er grenzt sich durch seitliche Falten von dem Gebiet des Mundbodens ab, das den Ursprung des angewachsenen Teiles der Zunge mit dem Unterkieferrande verbindet. Wenn wir in die Schleimhaut des Wulstes nicht die erwähnten Muskelfasern einstrahlen sähen, brauchten wir ihm kaum grössere Bedeutung zuzuschreiben. So aber verdient er doch wohl erwähnt zu werden, zumal er einige Ähnlichkeit mit gewissen Formationen bei Reptilien besitzt. Über seine Funktion kann ich keine irgendwie ausreichenden Angaben machen. Wahrscheinlich erleichtert er in irgend einer Weise das Hervorschnellen der Zunge.

Mehrere Stadien von Hyla und von Bufo viridis konnten noch auf diese sublinguale Bildung hin untersucht werden. Bei

Hyla finden sich ähnliche Verhältnisse wie bei Alytes. In der mittleren Larvenperiode sind Reste dieser sublingualen Wulstungen vorhanden, die später verschwinden, wie die Textfigur 39 zeigt, in der ein Querschnitt durch den angewachsenen Teil der Zunge eines eben fertigen Laubfrosches abgebildet ist. Fast der ganze Abschnitt zwischen den Unterkiefern wird von der Zunge eingenommen; daher ist dort überhaupt kaum Platz für den Wulst. Bei Bufo scheint der Genioglossus nicht in den Boden



Textfigur 39.

Querschnitt durch den Mundboden und den angewachsenen mittleren Teil der Zunge von einem eben fertigen Laubfrosch (Hyla arborea). Die Zunge, die wohlausgebildete Drüsen zeigt, nimmt den ganzen Raum des Mundbodens zwischen den beiden Unterkiefern (U. K.) ein. Die in die Schleimhaut der Zunge ausstrahlenden Muskelfasern des M. hyoglossus (hygl.) und genioglossus bilden unter den Drüsen ein zusammenhängendes Geflecht. Die einzelnen Muskelbündel in der Zunge sind von weiten Lymphräumen umgeben. In der äusseren Haut sind zahlreiche der bekannten Hautdrüsen.

Vergrösserung ca. 1:25.

der Mundhöhle auszustrahlen, und dementsprechend ist auch der Wulst recht unbedeutend und nur ganz vorübergehend ausgebildet.

Wir können demnach wohl sagen, dass bei den Formen, bei denen die ganze Fläche zwischen den vorderen Teilen der Unterkiefer von der Zunge eingenommen wird, keine sublinguale Wulstbildung vorhanden ist, und auch auch keine Portion des Musculus genioglossus in den Mundboden ausstrahlt; bei den

Formen dagegen, bei denen der angewachsene Teil der Zunge nur einen kleinen Bezirk des Mundbodens einnimmt, ist auch die sublinguale Bildung gut angelegt, und der Genioglossus sendet eine Portion zur Schleimhaut des Mundbodens.

Beteiligung der Schlundbogen an der Zungenbildung.

Zum Schlusse scheint es wohl angebracht, sich die Frage vorzulegen, was von dem Kiemengebiet, das dem Mundboden angehört, zur Bildung der definitiven Zunge verwendet wird. Wie bei den Urodelen ist auch hier diese Frage nicht so leicht zu lösen, denn man kann an dem mit Schleimhaut überzogenen Mundboden nicht erkennen — auch zu einer Zeit, wo die Kiemen und die Kiemenbogen noch wohl entwickelt sind — welcher Teil genau der Copula und welche den Bogen selbst angehören. Das steht jedenfalls fest, dass der vorderste Teil der Copula selber (als vorderer Teil der primitiven Zunge) für die definitive Zunge verwendet wird. Wie viele noch von den medialen Bogenenden, die an die Copula herantreten, zur Zungenbildung benützt werden, ist schwer genau anzugeben.

Mir scheint dies auch danach zu variieren, ob die Zunge des fertigen Tieres fast den ganzen Mundboden, oder nur einen kleinen Teil davon einnimmt. Jedenfalls kann mit ziemlicher Sicherheit gesagt werden, dass höchstens mediale Teile des zweiten Bogens noch zur Zunge verwendet werden; weiter aboral gelegene Bogen können nicht in Betracht kommen. Dazu kommt nun noch das vielfach erwähnte Gebiet, das zwischen dem ersten und zweiten Bogen (mit ihrer Copula) liegt; zu diesem Gebiet gehört wahrscheinlich auch die bei Alytes so vortrefflich entwickelte Copula a. Ob wir nun in diesem Gebiet Rudimente eines Visceralbogens haben, der zwischen dem ersten

und zweiten gelegen ist, für dessen Vorhandensein verschiedene Gründe in der Litteratur niedergelegt sind, gegen den sich aber Gegenbaur energisch wendet, — das zu erörtern ist hier noch nicht angebracht. Wir können darauf des näheren erst dann eingehen, wenn wir die Zungenentwickelung der gesamten Wirbeltierreihe kennen gelernt haben. Ebenso verspare ich bis dahin die eventuelle Vergleichung der Copula a mit dem Os entoglossum, oder dem gleichbenannten Processus entoglossus. Von dem ersten Visceralbogen wird bei Anuren jedenfalls kein Stückchen zum Aufbau der definitiven Zunge verwendet.

Vergleichung.

Es mag vielleicht auf den ersten Blick überflüssig erscheinen, der Vergleichung der Anurenzunge mit der Urodelenzunge ein besonderes Kapitel zu widmen. Doch lehrt die genauere Betrachtung, dass nicht nur die entwickelten Formen, sondern auch der Entwickelungsvorgang selbst manche interessante Unterschiede darbieten. Im ganzen kann man ja wohl sagen, dass beide Formen genetisch annähernd gleichwertige Zungen haben: bei beiden wird nur ein kleiner Teil der primitiven Zunge zur definitiven verwendet, bei beiden bildet der vordere Abschnitt des Mundhöhlenbodens durch Erhebung und Anlagerung an die primitive Zunge den grössten Teil der fertigen Zunge. Jedoch schon in dem Verhalten der primitiven Zunge beginnen Verschiedenheiten. Diese bei den Urodelenlarven so sehr lange bestehende Zungenbildung ist bei den Anuren nur ganz vorübergehend vorhanden und bleibt nur mit ihrer vordersten Spitze, auch da modifiziert bestehen. Auf dieser Spitze entwickeln sich lange Zotten, die bei Urodelen nie vorkommen, und in diese Spitze wächst sehr früh schon die Anlage des Musculus hyoglossus hinein, was bei der Spitze der primitiven Urodelenlarvenzunge überhaupt niemals der Fall ist.

Die Spitze der primitiven Zunge der Anuren ist also weiter entwickelt als die der Urodelen, indem sie schon früh Eigenschaften besitzt, die bei den Urodelen erst nach der Verschmelzung der beiden Teile der Zungenanlage zu konstatieren sind. Ja diese Eigenschaften selbst sind noch reicher bei der Anurenlarve entwickelt, als jemals bei den ausgewachsenen Urodelen: denn die Muskularisierung des verschmolzenen Teiles der primitiven Zunge ist dauernd mangelhaft, wie wir besonders gut bei Salamandern nachweisen konnten, während bei Anuren schon früh reichliche Mengen von Muskelanlagen in die Spitze der primitiven Zunge wachsen, um sich später durch die ganze Zunge gleichmässig zu verteilen. Der zweite bedeutende Unterschied prägt sich bei dem Vorgange der Angliederung des Mundbodengebietes an die primitive Zunge und der Ausbildung des M. genioglossus aus. Während bei Urodelen hier eine Verwachsung mit teilweise dauernd bestehen bleibender Verwachsungsgrenze (Sehnenbildung des M. hyoglossus etc.) zustande kommt, fällt dies bei Anuren fort, in dem die Falte zwischen primitiver Zunge und dem vor ihr liegenden Mundbodengebiet durch das Vorwachsen des M. genioglossus allmählich verstreicht, in dem ihr Grund in die Höhe gehoben und auf das Niveau der primitiven Zunge gebracht wird. Der M. genioglossus selber bleibt bei Anuren nicht wie bei Urodelen im wesentlichen im Gebiet des „Drüsenfeldes“, sondern wächst mit in die primitive Zunge hinein, um sich da sehr ausgedehnt mit den Fasern des Hyoglossus zu verflechten.

Dies deutet also wieder auf einen Fortschritt in der Entwickelung der Zunge, der in reichlicherer und zweckmässiger ineinandergreifender Ausbildung der Muskulatur besteht. Diese bedingt natürlich auch eine freiere, speziellen Verhältnissen dienende Beweglichkeit dieses Organs, deren Ausgestaltung bei den verschiedenen Species der Anurenformen recht variiert.

Endlich sei noch auf die Drüsen hingewiesen. Diese unterscheiden sich bei den ausgebildeten Formen nicht wesentlich, wohl aber hinsichtlich ihrer Entwickelung. Bei Urodelen bestehen die Drüsen oder doch ihre Anlagen schon zu einer Zeit, wo die definitive Zunge noch lange nicht fertig ist; bei Anuren dagegen treten sie erst kurz vor dem Ende der Metamorphose, wenn die definitive Zunge schon so gut wie fertig ist, auf. Bei beiden grenzt sich das Gebiet der primitiven Zunge wohl gegen die eigentliche drüsentragende Region ab: jenes enthält nur Krypten, die von Schleimhaut, die der des übrigen, hinteren Mundbodens ähnlich ist, ausgekleidet sind.

Während so bei den Urodelen mit Evidenz die von Gegenbaur aufgestellte Hypothese, dass die Muskularisierung der Zunge durch die Beziehung erfolge, die die Muskelfasern zu der Sekretentleerung der Drüsen haben oder gewinnen, von der oben gegebenen Darstellung der Entwickelung der Zunge sogar noch viel glänzender als durch den bisher bekannten Entwickelungsvorgang bewiesen wird, zeigen die Anuren schon eine Emanzipierung von dem phylogenetisch bedeutsamen Vorgang. Bei ihnen erfolgt die Muskularisierung der Zunge, ehe die Drüsen überhaupt angelegt sind.

Die Verwandtschaft der beiden Amphibiengruppen erscheint bei Betrachtung der ausgebildeten Formen näher als bei Durchforschung der Entwickelung, die bei den Anuren andere Prinzipien verfolgt, als bei den Urodelen.

Diese Thatsache beweist schlagend die Notwendigkeit der detaillierten Untersuchung der Ontogenie für die Beurteilung phylogenetischer Prozesse und auch wieder die Notwendigkeit der Kenntnis stammesgeschichtlicher Thatsachen zur richtigen Deutung des organogenetischen Geschehens. Zweifellos spielen funktionelle Anpassungen hierbei eine bedeutsame Rolle: die Zunge der Urodelen ist wesentlich ein beweglich gewordener Drüsenbezirk der Mundhöhle. Ein ursprünglich vollkommen ge-

trennt von dem Kiemenapparat gelegenes Drüsenfeld gewinnt Beziehungen zum Hyobronchialapparat, mit Hülfe dessen es bewegt werden kann, was dadurch erreicht wird, dass von den Kiemenmuskeln Teile zum angelagerten Drüsenfeld ausstrahlen; mitsamt dem Kiemenskelett kann das neu entstandene Organ benutzt werden. Der Genioglossus ist ursprünglich kein Bewegungsmuskel der Zunge, sondern, wie Gegenbaur sehr richtig erkannt hat, ein für die prompte Sekretion der Drüsen bestimmter Muskel; erst wenn diese mit dem Kiemenskelett verwachsen sind, und der Genioglossus Fixationspunkte am Hyoid und in der sehnigen Platte der Zunge erlangt hat, wird er wesentlicher Bewegungsmuskel der Zunge, ohne seine frühere Funktion einzubüssen.

Anders bei den Anuren. Sie benützen die reich muskularisierte Zunge in viel ausgedehnterem Maasse zum Erfassen der Beute als die Urodelen. Bei der Entwickelung gilt es also zuerst den Muskelapparat zu schaffen oder umgestaltend auszubilden. Die erst später auftretenden Drüsen, die ererbte Organe sind, unterstützen dann diese neue Funktion der Zunge. Damit hängt auch die ausserordentliche Umgestaltung des Hyoidapparates der Anuren zusammen, von dem sich die Zunge viel mehr selbständig gemacht hat, als sie es bei den Urodelen konnte, die noch ein Binnenskelett der Zunge, direkt abstammend und kontinuierlich zusammenhängend mit dem allerdings auch etwas umgewandelten Kiemenskelett, besitzen.

Litteratur.

Die entwickelungsgeschichtlichen Angaben über die Zunge der Anuren sind im allgemeinen ausserordentlich dürftig und ungenau.

Die älteren Angaben können hier ganz übergangen werden, zumal sie auch schon in anderen Werken zusammengestellt

wurden. Betreffs des Stützapparates sei hier noch einmal auf die erschöpfende und vorzügliche Darstellung von Gaupp (94) erinnert, die oben schon erwähnt wurde. Einigermassen ausführlich beschäftigt sich Götte (74) an mehreren Stellen seines berühmten Werkes über die Entwickelung von Bombinator mit der Entwickelung der Zunge.

Er sagt S. 668; „Der von den grossen Zungenbeinhörnern getragene, nach vorn verschmälerte und daher beinahe dreieckige Mundhöhlenboden ist anfangs glatt und eben; darauf erhält er seitlich kleine runde Papillen, aus seiner Mitte wächst aber ein ganz neues Organ hervor — die Zunge." Diese Angaben stimmen mit meinen oben gegebenen Schilderungen teilweise überein, wenn letztere auch viel mehr Details enthalten und eingehender diesen Vorgang erläutern. Dann fährt Götte fort: „Sie entwickelt sich unmittelbar hinter dem Ursprung der Schilddrüse, und da die Scheidewand der beiden ursprünglichen Mundräume, der äusseren Mundbucht, und der inneren Mundhöhle über dem Unterkiefer aufsteigt, so ist die Bildungsstätte der Zunge ganz unzweifelhaft der ursprüngliche Darmraum. Ihre Anlage besteht in einem nach vorn gerichteten Auswuchse des Darmblattes und des zwischen diesem und dem Zungenbeine befindlichen Bildungsgewebes der Seitenplatte . . ."

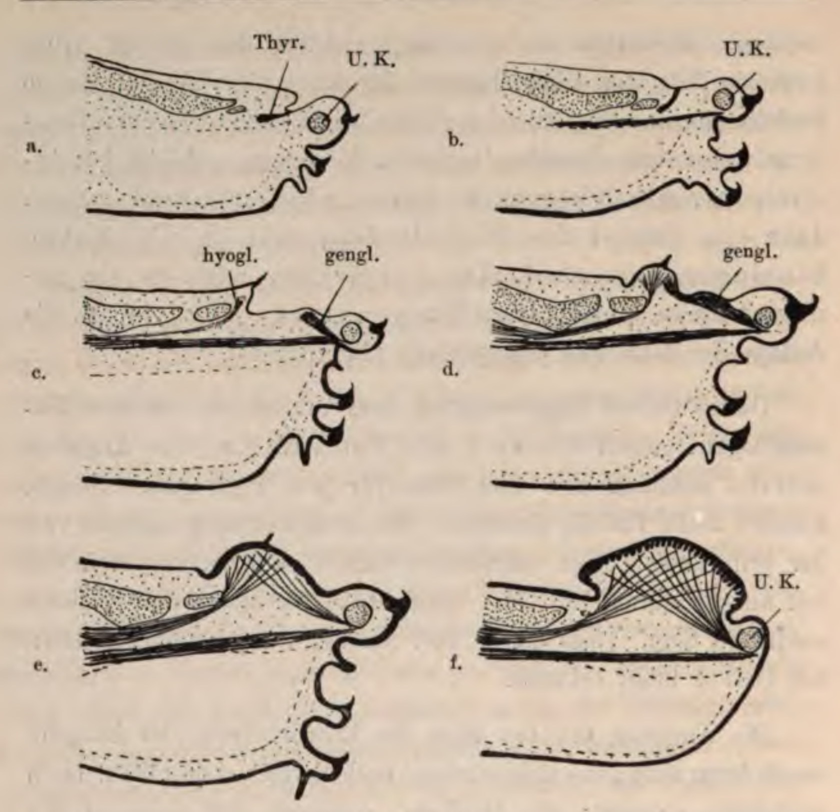
Damit berührt Götte einen sehr wichtigen Punkt, indem ich mich, wie ich sogleich hervorheben möchte, mit ihm in Übereinstimmung befinde. Über die Thatsache kann kein Zweifel bestehen, dass die Anlage der Thyreoidea dem Entoderm angehört, sie entsteht, wie Götte sicher gezeigt hat, hinter der Rachenmembran. Ich selbst habe bei Alytes die Rachenmembran nicht beobachtet, weil ich speziell von ihm keine dafür geeigneten Stadien untersucht habe. Wie gesagt, glaube ich auch, dass daran nicht gut zu zweifeln ist, denn wir haben, wie ich zeigen werde, in dieser Hinsicht vollkommene Übereinstimmung bei allen Wirbeltieren, die daraufhin untersucht

wurden. Weiterhin ist unbedingt richtig, dass bis zu einer gewissen Zeit der Entwickelung der Anurenlarven eine Zunge besteht, die aus dem über der Mitte der Hyalia gelegenen Entoderm nebst dem darunter liegenden Mesoderm gebildet ist; jedoch ist, wie ich gezeigt habe, nicht zu verkennen, dass ein Gebiet des Mundbodens mit in die Zunge hineingezogen wird, das vor jener, wie ich sie genannt habe, primitiven Zungenanlage liegt, in das die Anlage des Musculus genioglossus hineinwächst.

Dieses Gebiet liegt zwischen dem ersten und zweiten Visceralbogen, gehört also auch dem Entoderm an. Die Angaben Göttes stimmen also nicht nur für jene „primitive" Zunge, sondern auch für die definitive, die noch ein ursprünglich vor der primitiven Zunge befindliches Gebiet in ihren vorderen Teil mit aufgenommen hat, der aber ebenfalls hinter der Rachenmembran liegt. Dass dieser Teil mit zur Zungenanlage gehört, hat Götte nicht erkannt.

Die Angaben Göttes über die Entwickelung der Zungenmuskulatur sind ganz unbestimmt, und soweit verständlich, auch unrichtig; er sagt: die Muskeln „scheinen erst während der Metamorphose aus einer einheitlichen Anlage hervorzugehen, welche von der Zungenbasis nach vorn (M. genioglossus) und hinten (M. hyoglossus) ausstrahlt, und erst nach begonnener Bildung der Muskelfasern sich in zwei Massen sondert." Die oben von mir gegebene Darstellung weicht bedeutend von der Göttes ab, ist auch in allen Einzelheiten so klar gelegt, dass hier kaum noch einmal des näheren darauf eingegangen zu werden braucht.

Von späteren Autoren hat sich keiner eingehend mit der Zungenentwickelung der Anuren beschäftigt.



Textfigur 40 a—f.

Schematische Darstelluug der Zungenentwickelung von Alytes obstetricans an Median- und Sagittalschnitten.

a) Frühestes Stadium, das die „primitive Zunge" der Salamander zeigt; unter dem die Copula überziehenden Wulst die mediane Anlage der Glandula thyreoidea. U. K. Unterkiefer, nach vorn von ihm die untere Wand der rüsselförmig verlängerten Schnauze mit Hornzähnen bedeckt, die nur Figur f nicht mehr zeigt.

b) Planierung des Mundbodenfeldes, Verschwinden der „primitiven Salamanderzunge". Stärkeres Auftreten der Copula a. Mittlere Thyreoideaanlage noch zu bemeiken. Ein leichter Wulst deutet die im Text beschriebenen Bildungen jener Stelle an.

c) Hervorwachsen der Spitze der primitiven Zunge auf der Copula a und scharfe Abgrenzung nach vorn. Zwischen dieser Bildung und dem Unterkiefer ein breites Feld mit leichter Wulstung an der Stelle, wo das mundwärts gerichtete Ende der Anlage des Musculus genioglossus liegt. Erste Andeutung des Einstrahlens der Hyoglossusanlage in die Zunge.

d) Die hintere Abgrenzung der Zungenanlage ist deutlich geworden. Einstrahlung zahlreicher Bündel des Musc. hyoglossus in die Zungenanlage. Der nun auch in die Zunge hineinwandernde Musculus genioglossus beginnt die Furche am vorderen Ende der Zungenanlage gegen das vor ihr liegende Feld des Mundbodens verschwinden zu lassen. Höchste Ausbildung der Copula a.

e) Der vordere Abhang der Zunge ist, nachdem der Mundbodenwulst, in dem die Anlage des Musculus genioglossus endete, mit in sie hineinbezogen worden ist, jetzt eine leicht nach der Mundhöhle hin gebogene Linie. Der Unterkiefer ist durch eine Furche von der Zunge abgesetzt. Beide Zungenmuskeln sind gut entwickelt.

f) Die Zunge ist nach vorn und nach hinten über die Anheftungsstelle pilzförmig hinüber gewachsen und hat schon fast die definitive Form erreicht. (Das hier abgebildete Stadium stammt von einem Tier, dass schon das definitive Maul und einen beträchtlich verkürzten Schwanz besitzt).

Zusammenfassung.

1. In den frühesten von Alytes und einigen anderen Anuren untersuchten Larvenstadien findet sich eine fast den ganzen Boden der Mundhöhle einnehmende, stark gewölbte, sogenannte primitive Zunge, die der ähnlichen Bildung der Urodelenlarven zu vergleichen ist. (In der beistehenden Textfigur sind die Hauptstadien der Zungenentwickelung von Alytes obstetricans an Medianschnitten in schematischen Abbildungen (a—f) wiedergegeben. Die Buchstaben beziehen sich im folgenden auf diese Schemata.)

2. Darauf beginnt sich diese primitive Zunge bald fast vollständig abzuplatten, sodass der ganze Mundboden ein ziemlich ebenes Feld bildet mit Ausnahme der Stelle unmittelbar hinter der medianen Anlage der Glandula thyreoidea (in a und b durch einen schwarzen Zapfen bezeichnet), wo ein leichter Höcker die Spitze der primitiven Zunge bezeichnet (b).

3. Nun beginnt diese Spitze stark empor zu wachsen und an ihrer höchsten Stelle mehrere (zwei bis vier) schlanke Zotten zu bilden. In diese Spitze der primitiven Zunge ragt die bei Alytes besonders stark ausgebildete Copula a und unter dieser beginnen feine Fasern in die Mundbodenerhöhung hineinzuwachsen — die Anlage des Musculus hyoglossus mit seinen Nerven (c).

4. Vor dieser primitiven Zungenspitze ist bis zum hinteren Rande des Unterkiefers hin ein ziemlich breites Gebiet des Mundbodens, das zunächst noch eben ist, allmählich aber durch die in ihm gelegene aborale Endigung der Anlage des Musculus genioglossus auf jeder Seite neben der Mittellinie immer mehr vorgewölbt wird (c).

5. Weiterhin bezeichnet eine bald auftretende Falte am aboralen Rande der primitiven Zungenspitze die hintere Grenze der Zunge. Zahlreichere Fasern des Musculus hyoglossus strahlen fortwährend in die Zungenanlage hinein. Vorn wächst nun auch

das aborale Ende der Anlage des Musculus genioglossus in die Zungenanlage und bewirkt dabei, dass der ursprünglich vor der primitiven Zungenspitze gelegene Abschnitt des Mundbodens für die Ausbildung der definitiven Zunge benutzt wird, indem die tiefe Falte vorn an jener Spitze zum Verstreichen gebracht wird, und das genannte vordere Gebiet des Mundbodens zum vorderen Abhang der Zunge wird (d und e).

6. Die meist noch vorhandenen Spitzenzotten der primitiven Zunge grenzen auch zu dieser Zeit den aboralen Teil der Zungenanlage von dem oralen, neu hinzugekommenen Abschnitt, der bisher dem Mundhöhlenboden angehörte, deutlich ab (e).

7. Dann verschwinden diese Zotten, die Grenze zwischen den beiden Gebieten, die sich an der Zungenbildung beteiligten, ist verwischt, und beide Hauptzungenmuskeln strahlen nun in mächtigen Zügen in die Zunge ein und durchflechten ihre Fasern.

8. In der geschilderten Weise geht bis dahin wohl bei den meisten Anuren (soweit sie eben untersucht werden konnten) die Zungenanlage vor sich. Dann aber treten bei den verschiedenen Species beträchtliche Unterschiede auf.

9. Bei den Tieren, die eine breit festsitzende Zunge haben, deren Ränder mehr oder weniger pilzförmig über den angewachsenen Stiel herüberragen, für die Alytes als Prototyp dienen mag, geht das Wachstum der Zunge so vor sich, wie Figur f zeigt. Über die angewachsene Stelle der Zunge, deren Ausdehnung Figur e angiebt, wachsen sämtliche Zungenränder frei heraus; meist ragt auch bei diesen Formen der hintere Rand der Zunge stärker hervor als die übrigen. Mitunter zeigt er auch eine leichte Einkerbung, die an die Spitzen der sogleich zu beschreibenden Zungenformen erinnert.

10. Bei den Anuren, die wie Rana temporaria eine hinten freie Zunge haben, tritt kein so gleichförmiges Wachstum der Zunge vom Stadium der Figur e an auf, sondern der hintere

Abschnitt überflügelt die übrigen an Schnelligkeit des Wachsens bedeutend und ragt weit über die festgewachsene Stelle hinaus. Die beiden von der Froschzunge her bekannten hinteren Zipfel zeichnen sich mit den in sie jederseits einstrahlenden Zungenmuskeln durch besonders schnelles Wachsen aus, sodass sie auch noch die medianen Abschnitte überholen.

11. Die in die Zunge einstrahlenden Muskeln verflechten ihre Fasern nicht nur jederseits, sondern auch mit denen der anderen Seite, sodass kein Septum linguae bestehen bleiben kann.

12. Auf dem Dorsum linguae treten erst gegen Ende der Metamorphose die ersten Drüsenanlagen auf, die fast die ganze dorsale Schleimhaut der Zunge durchsetzen. Bei Alytes und Pelobates bleibt der hinterste Abschnitt der Zunge frei von diesen spezifischen Zungendrüsen. Dort treten dann beträchtlich später mit Schleimhaut ausgekleidete Krypten und drüsenartige Bildungen auf, deren Epithel sich durchaus nicht von dem des übrigen Mundbodens unterscheidet, dagegen wohl wegen der zahlreichen hellen Schleim- und Flimmerzellen von den spezifischen Zungendrüsen, die granulierte, sich leicht mit Karmin färbende Zellen ohne Flimmerhaare besitzen. Bei den übrigen Anuren sind nur spezifische Zungendrüsen auf dem Dorsum linguae vorhanden, was sich wohl aus den dort beträchtlichen Wachstumsverschiebungen erklären lässt, wodurch die hinteren ursprünglich mehr dorsal gelegenen Schleimhautgebiete mit für die Unterseite der Zunge verwendet werden. (cf. auch die Angaben von Oppel 1900.)

Diese beiden verschiedenen Drüsengebiete der Zunge von Alytes und Pelobates hängen mit den beiden entsprechenden Teilen des Mundhöhlenbodens zusammen, die für die Zungenbildung verwendet wurden (cf. Textseite 616).

13. Die Zungenmuskeln sind beide natürlich Abkömmlinge der Hypoglossusmuskulatur, speziell der Muskelmasse des Genio-

hyoideus. Sie bekommen auffallend spät ihre quergestreiften Fasern, viel später als der Geniohyoideus selber.

14. Mit dem Vorwachsen des Musculus hyoglossus kommen auch Lymphräume in die Zunge hinein, die nach und nach alle stärkeren Muskelbündel umgeben.

15. Das Vorwachsen des Nervus glossopharyngeus, der ursprünglich in hinteren Schleimhautbezirken der Mundhöhle endete, konnte Schritt für Schritt in die Zunge hinein verfolgt werden. Der Nervus hypoglossus wächst mit den entsprechenden Muskeln, ihrer Verlaufrichtung genau folgend, in die Zunge.

16. Bei den meisten untersuchten Anuren kommt es während der Entwickelung zur Bildung eines sublingualen Wulstes, auf dem die Zunge aufsitzt. Bei den Tieren, die eine ganz breit angewachsene Zunge besitzen, verschwindet der während des Larvenlebens angedeutete Wulst vollständig (Alytes, Hyla). Beim Frosch ist er zeitweise recht deutlich, beim ausgebildeten Tier aber fast verschwunden. Bei weitem am stärksten entwickelt fand er sich bei Pelobates, wo auch beim fertigen Tiere auf einem breiten Wulst des Mundbodens vorn die Zunge aufsitzt. Im vordersten Drittel der Zunge gehen beide Gebilde, Zunge und Wulst in einander über.

Bei Pelobates strahlen reichliche Muskelmassen in den Wulst aus, auch in den Teil aboral von der Zunge. Bei Rana strahlen Fasern des Musculus genioglossus in den Wulst hinein, die beim fertigen Tiere, bei dem der Wulst verschwunden ist, in der unter der Zunge liegenden Mundschleimhaut endigen. Derartige Fasern können bei Alytes und Hyla natürlich nicht, oder doch nur in sehr geringem Masse vorkommen, da ja der ganze Mundboden fast von der Zunge eingenommen wird.

17. Betreffs des Hyobranchialskelettes, das nur von Alytes genauer untersucht wurde, kann auf die Ergebnisse der Arbeit von Gaupp verwiesen werden. Nur die Copula a sei noch kurz erwähnt, die für Alytes charakteristisch ist. Sie liegt in

der Incisur zwischen den beiden Processus anteriores der Hyalia; während ihrer Entwickelung ist in ihrem aboralen Ende deutlich eine paarige Anlage zu bemerken. Kurz vor dem Ende der Metamorphose geht sie, ohne Reste zu hinterlassen, ziemlich schnell zu Grunde.

18. Wie die Anheftung der Rachenmembran ergiebt, besteht die Bekleidung der gesamten Zunge der Anuren aus dem Entoderm.

19. An der Zunge beteiligen sich während der Entwickelung das orale Ende der Schleimhaut der Copula des Hyobranchialskelettes, ein kleiner Teil von den medialen Enden der zweiten Schlundbogen und der zwischen der Copula und dem Unterkieferbogen gelegene Bezirk des Mundbodens.

20. Die ausgebildeten Zungen der Anuren und der Urodelen sind bei manchen Formen ausserordentlich ähnlich, während der Entwickelungsgang recht bedeutende Verschiedenheiten aufweist. Diese bestehen einmal in der Dauer des Bestehens der primitiven (Fisch-) Zunge, zweitens in der frühe beginnenden Muskularisierung, drittens in dem Auftreten der Drüsen und viertens in der Art der Angliederung der primitiven Zunge an jenes vor ihr liegende Mundbodengebiet. Die einzelnen Punkte sollen hier nicht wiederholt erörtert werden, es kann wohl auf den zusammenfassend gehaltenen vergleichenden Teil verwiesen werden.

III. Reptilien.

Lacerta muralis und Anguis fragilis.

1. Kurze Charakterisierung der benützten Embryonen von Lacerta muralis.

Die hier folgenden Angaben dienen zur Orientierung über die bei der Zungenentwickelung verwendeten Embryonalstadien. Naturgemäss können diese Notizen nur kurz sein; auch haben sie deswegen nur bedingten Wert, weil mitunter sehr ähnliche Stadien in Bezug auf die Zungenentwickelung ziemlich verschieden sind, die Grösse der Embryonen auch durchaus nicht immer massgebend für den Entwickelungsgrad ist etc. So machte es häufig ausserordentliche Schwierigkeiten z. B. ein Zwischenstadium zwischen zwei angefertigten Rekonstruktionen zu finden, denn die Auswahl der Embryonen nach der äusseren Inspektion war recht oft unzuverlässig. Die Embryonen erhielt ich alle von der zoologischen Station in Neapel, wo sie mit Sublimat behandelt worden waren (die angegebenen Masse sind also alle am Tier in Alkohol genommen).

Stadium I. Grösste Länge des mässig gekrümmten Embryo ca. 2,2 mm. Die Linse ist auf der einen Seite ein vollständig abgeschnürtes rundes Bläschen, auf der anderen Seite hängt sie noch deutlich mit dem Epithel an einer Stelle zusammen. Die Allantois hat ungefähr einen Durchmesser von 0,5 mm.

Stadium II. Grösste Länge des ziemlich stark gekrümmten Tieres ca. 3,0 mm (in gerader Linie gemessen). Die Linse liegt als beiderseits gleichmässig abgeschnürte Blase, die überall gleich

dicke Wandungen hat, in dem Augenbecher. Der Durchmesser der Allantois ist etwas grösser als vorher.

Stadium III. Grösste Länge des stark gekrümmten Embryo 3 mm. Die Linsenanlagen dieses Embryo, der deutlich grösser und älter ist als II, hängen beiderseits noch mit dem Ektoderm zusammen.

Stadium IV. Die grösste Länge beträgt ca. 4 mm. Der Schwanz fängt an, sich zu ringeln. Der Kopf hat einen sagittalen Durchmesser von ca. 1,5 mm. Die Linse zeigt schon eine in das Lumen der Linsenhöhle sich vorwölbende, verdickte Wand. Die Extremitäten beginnen eben vorzusprossen.

Stadium V. Fast ganz genau dasselbe Stadium wie IV.

Stadium VI. Die grösste Länge des Embryo beträgt ca. 4,2 mm. Der Schwanz ist schon in einer Spirale aufgerollt. Kiemenbogen sind äusserlich sichtbar. Die Extremitäten sind als kleine Höcker wohl bemerkbar. Die Linse hat noch ein spaltförmiges Lumen. Am äusseren Blatt des Augenbechers beginnt sich die erste Spur von Pigment abzulagern.

Stadium VII. Grösste Länge fast genau 5 mm. Am Kopf ist die Riechgrube wohl zu erkennen. Die Linse ist ähnlich entwickelt wie im Stadium VI. Die Extremitäten sind etwas stärker hervorgewachsen.

Stadium VIII. Die grösste Länge dieses Embryo ist die gleiche wie bei VII. Seine Krümmung ist etwas stärker. Die Linse zeigt nur einen ganz kleinen Spaltraum noch. Am äusseren Blatt des Augenbechers ist deutlich und in kontinuierlicher Schicht Pigment abgelagert. Die Extremitäten sind in demselben Stadium wie bei VII.

Stadium IX. Grösste Länge ist 5,2 mm. Makroskopisch sind drei äussere Schlundbogen bemerkbar. Die vorderen Extremitäten sind nicht ganz 0,5 mm lang.

Stadium X; Kein erheblicher Unterschied von IX.

Stadium XI. Der Embryo ist mässig stark gekrümmt, und seine grösste Länge beträgt ungefähr 6 mm. Der längste sagittale Durchmesser des Kopfes beträgt 2,6 mm. An den vorderen Extremitäten ist eine Gliederung in einen kurzen rundlichen proximalen und einen distalen schaufelförmigen Abschnitt eingetreten.

Stadium XIa. Der Embryo ist viel stärker gekrümmt als XI, daher beträgt seine grösste Länge nur knapp 5 mm. Die vorderen Extremitäten sind nicht ganz so lang, wie die von XI; sonst ist kein bemerkenswerter Altersunterschied zu machen.

Stadium XIb. Grösste Länge des mässig stark gekrümmten Embryo ist 6,2 mm. Der längste sagittale Durchmesser des Kopfes beträgt etwas über 3 mm. Der Schwanz ist stark aufgerollt. Die leicht gekrümmten oberen Extremitäten haben ungefähr eine Länge von 1,2 mm. Die unteren Extremitäten haben jetzt auch die Gliederung in zwei Abschnitte. Der sagittale Durchmesser des Auges beträgt 1,5 mm.

Stadium XII. Der grösste Durchmesser des Embryo beträgt 6 mm. Der Rücken und der Schwanz des Embryo ist stärker gekrümmt als bei XIb. Der sagittale Durchmesser des Kopfes beträgt fast 3,5 mm. Die oberen Extremitäten sind 1,5 mm lang; ihr schaufelförmiges Endglied ist deutlich von den übrigen Extremitäten abgesetzt.

Stadium XIIa. Ein äusserlich bemerkbarer Altersunterschied gegen XII ist nicht vorhandeu.

Stadium XIII. Der stark gekrümmte Embryo hat einen grössten sagittalen Kopfdurchmesser von annähernd 4 mm. Das Endglied der oberen und der unteren Extremität lässt schon einzelne Strahlen und die dazwischen liegenden Schwimmhautbildungen erkennen. Die Extremitäten sind etwa 2 mm lang.

Stadium XIIIa. Der Embryo ist stark gekrümmt. Der dritte und vierte Strahl des Endgliedes der oberen Extremität ragt etwas weiter über den freien Rand hinaus als in XIII.

Sonst scheint kein nennenswerter Unterschied zwischen den Embryonen zu bestehen.

Stadium XIV. Der Embryo ist stark gekrümmt, die Schwanzspitze liegt auf dem Scheitel. Der längste Sagittaldurchmesser des Kopfes beträgt annähernd 5 mm. Die Extremitäten lassen deutlich ihre drei Abschnitte erkennen; sie sind ungefähr 3 mm lang. Die Finger und Zehen sind deutlich abgrenzbar, in ihrer Länge verschieden, entsprechend den Verhältnissen des erwachsenen Tieres. Die Augenlider sind, makroskopisch erkennbar, als Wülste angelegt. Der sagittale längste Durchmesser des Auges beträgt 2 mm.

Stadium XV. Fast ausgebildetes Tier. Die Länge des Kopfes beträgt vom aboralen Rande des Trommelfelles bis zur Schnauzenspitze 6 mm. Die Extremitäten sind der Form nach fast vollständig ausgebildet. Die Augenlider lassen einen Schlitz von 1 mm (in der Horizontalebene) zwischen dem vorderen und hinteren Augenwinkel offen.

2. Ausbildung der Form des Mundbodens und der Zunge.

Von den Reptilien wurden Lacerta muralis und Anguis fragilis untersucht; am ausführlichsten Lacerta muralis, dagegen von Anguis nur wenige Stadien.

Ich beginne mit der Beschreibung verschiedener Stadien von Rekonstruktionen der Schlundbogengegend von Lacerta muralis.

Stadium I. Bei hundertfacher Vergrösserung wurde die Kiemenregion rekonstruiert. Wohl ausgebildet, d. h. durch deutliche Grenzen oral und aboral abgeschieden, sieht man drei Paare von Visceralbogen (cf. Tafelfigur 15). Die Unterkieferbogen sind am stärksten entwickelt; eine tiefe rinnenartige Furche trennt sie und die folgenden Bogen in der Medianlinie.

Am vorderen Rande der Bogen, da, wo die Mundöffnung liegt, verbindet sie eine niedrige dünne, membranartige Leiste, die also frontal gestellt ist. Wie die Untersuchung jüngerer Stadien ergiebt, auf die hier aber nicht näher eingegangen zu werden braucht, ist diese Membran als Rest der Rachenmembran anzusehen. Ein Sagittalschnitt eines jüngeren Eidechsenembryo zeigt nämlich die ganze Rachenmembran noch wohl erhalten, in unserem Stadium ist also nur ihre ventrale Anheftungsstelle noch deutlich. Natürlich ist dies von Wichtigkeit für die Frage, wie sich Entoderm und Ektoderm bei der Bildung des Epithels der Zunge verhalten.

Aboralwärts liegt als deutliche Grenze der Unterkieferbogen die erste innere Schlundtasche, die uns zugleich die orale Grenze der zweiten Visceralbogen angiebt. Diese sind viel geringer entwickelt und in der Mittellinie durch dieselbe tiefe Furche voneinander getrennt, die auch die ersten Bogen trennte, und die oralwärts von dem Rest der Rachenmembran begrenzt wird. Die erste Schlundtasche ist lateralwärts am tiefsten, dort, wo sie mit ihrer epithelialen Auskleidung an das Ektoderm anstösst. Medianwärts wird sie flacher, und sie hört an dem Rande der medianen Rinne, in die sie also nicht hineinmündet, auf; dieser Rand stellt also eine Verbindung zwischen dem ersten und zweiten Visceralbogen dar, wie es auch in der Tafelfigur 15 zu erkennen ist. Da die Rinne nach hinten etwas breiter wird, sind die zweiten Bogen, von der Mundhöhle aus betrachtet, kürzer als die ersten. Aboral sind auch sie scharf abgegrenzt durch die zweite Schlundtasche, die ebenfalls das Ektoderm erreicht und an dieser Stelle auch am tiefsten ist.

Es folgt der dritte Visceralbogen, der nur ganz klein ist und noch viel weniger weit an den Boden der Mundhöhle vorragt, als der vorige. Die beiden Bogen jeder Seite sind im Gegensatz zu den ersten beiden Paaren nicht mehr durch die tiefe mediane Furche getrennt, sondern zwischen ihnen liegt im

Gegenteil ein rundlich in die Kiemendarmhöhle hineinragender Wulst, den ich fernerhin als Herzwulst bezeichnen werde, da er durch die Anlage dieses Gebildes erzeugt wird. Eine dritte ganz schmale Schlundtasche, die ebenfalls das Ektoderm erreicht, bildet die hintere Grenze dieser Bogenpaare.

Andere Bogen sind nicht zu erkennen, da keine weiteren Schlundtaschen ausgebildet sind.

In diesem Stadium ist noch keine mediane Anlage der Glandula thyreoidea zu finden. Der Gedanke liegt natürlich nahe, die Rinne, die sich im Gebiet der ersten beiden Visceralbogen befindet, in Zusammenhang mit diesem Organ zu bringen; dass dies zutrifft, davon habe ich mich nicht überzeugen können. Allerdings ist diese Rinne von sehr hohem Epithel ausgekleidet, ungefähr noch einmal so hohem, als sich sonst in der Gegend des Mundbodens findet, aber diese Rinne ist, soweit ich bei Lacerta muralis feststellen konnte, eine bald vorübergehende Bildung und hinterlässt keine dauernden Spuren.

Bei einem etwas älteren Stadium (II), das ebenfalls bei hundertfacher Vergrösserung rekonstruiert wurde, bietet die besprochene Gegend folgendes Aussehen (cf. Tafelfigur 16).

Die ersten Visceralbogen sind enorm viel dicker geworden, namentlich in dem sagittalen Durchmesser. Am Mundeingang sind sie durch eine tiefe Spalte getrennt. Die vorher noch sichtbare Anheftungsstelle der Rachenmembran ist verschwunden.

Nach der Formveränderung, die die ersten Bogen durchgemacht haben, kann man vermuten, dass namentlich der Teil von ihnen, der besonders dick geworden ist, nach vorn von der Rachenmembran liegt. Dann würde die Anheftungsstelle dieser Membran mehr nach dem Mundboden verlegt worden sein, während sie vorher mehr dem Mundeingang zulag. Wir werden auf diesen wichtigen Punkt später noch einzugehen haben. Die erste Schlundtasche grenzt auf beiden Seiten die Unterkieferbogen lateral deutlich ab. Sie berührt das Ektoderm mit ihrem

Epithel, wird aber in ihrem medialen Teil ausserordentlich flach, und weniger deutlich. Die Rinne, die im vorigen Stadium in der Medianlinie verlaufend, erste und zweite Visceralbogen, trennte, ist dort nicht mehr vorhanden. Sie ist viel mehr durch ein in die Mundhöhle vorragendes kleines Feld ausgefüllt; da, wo dieses Feld sich von den ansteigenden Wulstungen der ersten Visceralbogen abgrenzt, liegt in der Mittellinie eine epitheliale gegen das Mesenchymgewebe abgerundete Einstülpung, die nun zweifellos als mediane Thyreoideaanlage anzusprechen ist. Aboral von dieser Anlage steigt das eben erwähnte mediane Feld zu dem stark in die Mundhöhle hineinragenden zweiten Mundbogen an und endet an einer kleinen, quergestellten Leiste, die diese Bogen in der Mittellinie vereinigt und wohl als ihre Copula bezeichnet werden kann. Die Leiste ist jedoch nur an ihrem oralen Teile vorhanden, denn in ihrem aboralen hinteren Teile sind diese Bogen durch eine tiefer, sich weiter nach hinten erstreckende Rinne geschieden, die also gleich hinter der kleinen queren Leiste beginnt. Man kann aus diesem Vorgange wohl entnehmen, dass die Vereinigung der Visceralbogenpaare in der Mittellinie, also die Copulabildung in der Richtung von vorn nach hinten, oral-aboralwärts fortschreitet, ebenso wie die Differenzierung der Visceralbogen selbst. Zwischen den ersten Bogen kommt es nicht zu einer Copulabildung, wie sie die zweiten Bogen zu besitzen anfangen, sie stossen vielmehr nur durch eine schmale Rinne getrennt an einander. Wohl ziemlich sicher darf man vermuten, dass diese enge Spalte aus der vorher ziemlich breiten Rinne entstanden ist (Stadium I), indem die sich stärker wulstenden Bogen diese eingeengt haben. Eine tiefe, das Ektoderm berührende Schlundtasche grenzt die zweiten Schlundbogen gegen die nun folgenden dritten ab.

Diese sind kürzer und etwas weniger breit als die zweiten. Die vorhererwähnte Rinne scheidet sie in der Medianlinie vollständig. Während also im früheren Stadium die ersten und

zweiten Bogen durch eine tiefe Rinne getrennt waren, sind es jetzt die zweiten (wenigstens im grösseren aboralen Teil) und die dritten. Das was die Rinne jetzt aboral im Gebiet der dritten Visceralbogen gewonnen hat, hat sie oral wieder verloren, da der vordere Abschnitt ja nun ausgefüllt worden ist. Den lateralen (rechten wie linken) Rand der Rinne bildet, wie es auch die Abbildung erkennen lässt, eine kleine ungefähr sagittal verlaufende Leiste, die eine sagittal verlaufende Verbindung zwischen dem zweiten und dritten Bogen jederseits herstellt. Das Epithel der Rinne ist nicht wesentlich höher als das des übrigen Mundbodens; darin besteht also ein wichtiger Unterschied gegen die Verhältnisse, die im vorigen Stadium an der Rinne zwischen ersten und zweiten Bogenpaaren, die sehr hohes Epithel trug, beobachtet wurden.

Die dritte, das Ektoderm berührende Schlundtasche giebt die hintere Grenze der dritten Schlundbogen, auf die nun noch ein Paar, das vierte folgt. Dies besteht aber aus sehr kurzen schmalen Bogen, die viel weniger weit nach der Mittellinie hinreichen, als die dritten. Die vierten Schlundtaschen, die sie begrenzen, sind ebenfalls klein und wenig tief und reichen nicht bis an das Ektoderm.

Die mehrfach erwähnte mediane Rinne setzt sich aboralwärts weiter in das nun rundlich werdende Darmrohr fort und erweitert sich sehr stark; deswegen treten die vierten Bogen auch kaum mehr in irgend welche Beziehung zu der Wand der vorher erwähnten Rinne. Die im ersten Stadium zwischen den dritten Bogenpaaren sichtbare rundliche Erhabenheit (Herzwulst) ist nicht mehr vorhanden, denn an ihrer Stelle liegt ja die Rinne. Es hat den Anschein, als drängten sich die immer mehr vortretenden Visceralbogen jene Bildung von dem Darmrohre ab.

Weitere Visceralbogen sind noch nicht ausgebildet.

Wie ein etwas älteres rekonstruiertes, aber nicht abgebildetes Stadium III lehrt, nimmt die soeben schon gesehene Verbreite-

rung des ersten Visceralbogens weiterhin zu; und damit wenden sich in sagittaler Richtung allmählich immer breiter werdende Flächen dieses Bogens dem Mundboden zu. Die mediane Thyreoideaanlage liegt nun am oralen Abhange der vorhin in der ersten Anlage beobachteten Copula, nicht mehr so dicht an dem hinteren Rande der ersten Bogen, von denen sie nämlich durch ein kleines ebenes Gebiet allmählich weiter abgedrängt wird. Dieses kleine plane Feld gehört nicht den ersten Bogen an, da ihre starke Wulstung sich auch in der Medianlinie deutlich von dieser Stelle abhebt, aber auch nicht den zweiten Bogen, da die mediane Thyreoideaanlage gegen diese oder besser gegen deren Copula eine deutliche Grenze giebt. Die Copula selbst hat beträchtlich an Ausdehnung gewonnen, denn jetzt haben sich nicht nur die zweiten, sondern auch die dritten Bogen in der Mittellinie vereinigt. Es ist im Gebiet der zweiten und dritten Visceralbogen ein medianer, leicht in das Lumen der Mundhöhle vorspringender Abschnitt erkennbar, an den von vorn her, etwas nach hinten umbiegend die zweiten Bogenpaare herantreten, an den von hinten her gestreckt in frontaler Ebene verlaufend die dritten Paare gehen. Die vorher kenntliche, tiefe mediane Rinne ist somit also ganz aus dem Gebiet des zweiten und dritten Bogen verdrängt worden, und hat dort einer leichten buckelförmigen Erhebung Platz gemacht; nur im Gebiete des vierten Bogen existiert die flacher gewordene Rinne und geht in die ventrale Wand des Darmrohres über. Damit ist eine charakteristische Erscheinung eingeleitet, die auch an späteren Stadien leicht sichtbar ist: die zweiten Bogen bilden in ihrem Verlauf einen nach vorn offenen stumpfen Winkel; an der Spitze des Winkels liegt die Vereinigungsstelle der Schlundbogen (Copula), und in diesen Winkel beginnt sich das plane Feld einzuschieben, das am hinteren Rande des ersten Bogenpaares in der Mittellinie lag und weder direkt zum ersten noch zum zweiten Bogen gehörte.

Die mediane Thyreoidaanlage liegt in diesem Felde in einer Linie, die als Verbindungslinie der ersten Schlundtaschen gedacht ist.

Zwei Rekonstruktionen von ganz wenig älteren Stadien (IV. V) wurden bei 100facher Vergrösserung ausgeführt; beide zeigen durchaus ähnliche Verhältnisse, und sind, da sie doch nur kleine Fortschritte zeigen, nicht abgebildet[1]).

Die Unterkieferbogen haben wieder an Grösse und Dicke stark zugenommen; besonders auffallend ist, dass sie ihre ursprünglich mehr nach vorn gewendete Fläche ganz nach oben, also in den Mundboden gewendet haben. Dadurch sind die hinter ihnen gelegenen Abschnitte der Kiemenregion weiter von dem Mundeingang entfernt worden. In der Mittellinie ist eine tiefe Einziehung zwischen beiden Bogen zu sehen; von dem Grunde dieser Einziehung steigen die vorderen Konturen der Unterkieferbogen beiderseits steil in die Höhe, um dann nach beiden Seiten wieder abzufallen, allerdings weniger steil als der Anstieg war. Nach unten (ventral) springen die Bogen neben der Mittellinie als starke Wülste vor.

Die ersten Schlundtaschen sind nach dem Ektoderm zu, das sie berühren, etwas tiefer, als nach den medialen Gegenden hin. Sie sind aber im ganzen flacher als vorher. Sie verlieren sich medianwärts auf dem planen Felde, das auch hier wieder hinter dem Unterkieferbogen zu bemerken ist. Die Bogen selber sind von dem Felde durch eine ungefähr ihrem äusseren Randkontur parallel laufende Furche abgegrenzt.

Das plane Feld hat nun eine vierseitige Gestalt angenommen. Zwei seitliche Spitzen ragen nach den ersten Schlundtaschen hin. Die beiden vorderen Begrenzungslinien werden

---

[1]) Die wichtigsten Veränderungen, namentlich im oralen Gebiet der uns interessierenden Gegend sind auch in der Tafelfig. 17 noch zu erkennen, da diese von einem nur wenig älteren Stadium stammt. Ich bitte daher diese bei der folgenden Schilderung zu vergleichen.

durch die eben geschilderten aboralen Randlinien der Wülste der Unterkieferbogen gebildet. Eine vordere Spitze ragt nach der Furche hin, die die beiden Unterkieferbogen in der Mittellinie trennen. Die beiden hinteren Seiten des planen Feldes werden von den vorderen Rändern der zweiten Visceralbogen gebildet. Da diese etwas nach hinten gerichtet verlaufen, so bilden diese hinteren Seiten einen nach vorn offenen stumpfen Winkel. An der Spitze dieses Winkels, also genau in der Medianlinie, liegt die noch erkennbare mediane Thyreoideaanlage. Diese besteht aus einem dünnen epithelialen Strang, der an besagter Stelle mit dem Epithel des Mundbodens zusammenhängt und gegen die ventrale Fläche der Kiemengegend hin im Mesenchymgewebe mit einer starken rundlichen Verdickung endet.

Die schon eben erwähnten zweiten Schlundbogen sind auch entsprechend der Zunahme der ganzen Gegend gewachsen. Wie gesagt, trennt sie nur eine flache Furche (die erste Schlundtasche) von den vorderen eben beschriebenen Regionen. Nach hinten sind sie durch die zweiten Schlundtaschen abgegrenzt, die vollkommen durchgebrochen sind, sodass dort also eine Kommunikation der Mundhöhle mit der dem Embryo umgebenden Höhle vorhanden ist. Zu welcher Zeit der Durchbruch der ursprünglich bestimmt verschlossenen Schlundspalte genau erfolgt, kann ich nicht ganz sicher angeben. Immerhin sind die beiden zuletzt beschriebenen Stadien in ihrer Entwickelung so wenig weit auseinander, dass kein weiter Spielraum für diesen Zeitpunkt bleibt.

Von der ersten Schlundtasche ist hingegen zu berichten, dass, wie ich sogleich vorweg nehmen will, n i e m a l s bei ihr ein solcher Durchbruch statt hat. Mit den anderen Taschen werden wir uns noch zu beschäftigen haben.

Die namentlich in ihrem medialen Abschnitt etwas nach hinten gerichtet verlaufenden zweiten Bogen begeben sich in der Mittellinie zu dem schon im vorigen Stadium beschriebenen medianen, in die Mundhöhle vorspringenden Wulst, der nun

noch dicker geworden ist. In dem Mesenchymgewebe dieses Wulstes liegt das hintere und untere Ende der Thyreoideaanlage und unter ihr der Truncus arteriosus mit den grossen Kiemenarterien, weiter unten folgt dann das Herz selbst. Genau in der Mittellinie springt der Wulst leistenartig vor. An ihn begeben sich auch die dritten Schlundbogen, die ungefähr gleich gut und mächtig ausgebildet sind wie die zweiten; sie verlaufen aber, wenn man so sagen darf, genau frontal. Die sie nach unten abgrenzenden dritten Schlundtaschen sind ebenfalls durchgebrochen.

Im Gebiet der nun folgenden Schlundbogen ist die untere Grenze des eben beschriebenen medianen Wulstes zu finden. An seiner Stelle folgt eine abgeflachte Strecke, die dann in das eigentliche Darmrohr übergeht. Entsprechend dem nun stetig nach unten fortschreitenden Engerwerden des Kiemendarmes, werden auch die Schlundbogen kleiner. Die vierten Bogen sind viel kürzer als die vorhergehenden, aber noch ungefähr ebenso breit. In der Mittellinie sind sie, wie eben schon angedeutet, durch eine abgeflachte Partie verbunden, die dann weiterhin in eine Rinne übergeht, die die ventrale Wand des Darmrohres bildet. Die vierten Schlundtaschen grenzen die vierten Bogen nach unten ab. Sie erreichen das Ektoderm, das mit dem Entoderm der inneren Tasche eine Verschlussmembran bildet, die ganz vollständig ist.

Die fünften Bogen, die bisher noch nicht erkennbar waren, sind ganz kurz und verlieren sich weit von der Medianlinie entfernt in der Wand des Darmrohrs. Dementsprechend sind auch ganz gering die fünften Schlundtaschen, die hier eben in der Anlage zu sein scheinen und noch nicht bis an das Ektoderm heranreichen. Weitere Bogen sind nicht zu erkennen.

Die früher beschriebene breite und tiefe mediane Rinne ist, wie man aus der gegebenen Schilderung ersehen kann, durch die mächtiger werdende Copula also immer weiter aboral ver-

drängt, und existiert nur noch schwach angedeutet im Gebiet der vierten und fünften Bogen.

In einem etwas älteren Stadium (VI) sind Verhältnisse zu sehen, die sich durchaus an das eben beschriebene Stadium anlehnen (cf. Tafelfigur 17). Die Unterkieferbogen haben sich so gut wie gar nicht verändert, auch das hinter ihnen liegende plane Feld ist kaum anders geworden. Die zweiten Visceralbogen zeigen nun in ihrem ganzen Verlauf eine Neigung nach hinten, nicht nur, wie bisher an ihren medialen Enden. Zwischen ihnen und dem planen Felde liegt in der Mittellinie an bekannter Stelle die mediane Thyreoideaanlage.

Der mediane Wulst (Copula), in den die zweiten Bogen in der Mittellinie übergingen, hat seine Gestalt nicht unbeträchtlich verändert. Er ist im ganzen stärker prominent geworden und ist gegen die zweiten Bogen jederseits durch eine kleine Furche abgetrennt. Auch ist jetzt sehr deutlich, dass er mit einer kleinen medianen Spitze nach dem planen Felde hinragt, und gerade an der Thyreoideaanlage endet. An diesen Wulst begeben sich auch die dritten Bogen und zwar gerade dorthin, wo sich seine höchste Erhabenheit befindet. Der Wulst kann wohl unbedenklich als Copula gedeutet werden, wie bisher in der Beschreibung auch schon gethan wurde, jedoch natürlich nur als Copula der Schlundbogen selber, denn Knorpel sind noch nicht entwickelt und noch nicht erkennbar. Aber diese Bezeichnung, die von dem Knorpelskelett übernommen ist, darf hierauf, ohne Verwechslungen und Unklarheiten zu veranlassen, wohl übertragen werden. Die Thatsache, dass hier bei Lacerta am Mundboden ein so eigenartiges Relief entsteht, muss besonders hervorgehoben werden, denn bei den bisher beschriebenen Tieren ist ein derartiges Relief fast immer nur durch Knorpel veranlasst worden, die mehr oder weniger dicht unter der Schleimhaut lagen und so Wülste oder zwischen ihnen liegende Vertiefungen erzeugten. Bei den Eidechsen und den höheren Tieren ist eine

derartige Ursache zunächst nicht vorhanden. Hier spielen die Gefässe, die in oder unter der Kiemenregion liegen, eine zur Erzeugung der eigenartigen Formen nicht unwesentliche Rolle. Auf die Prominenz am Mundboden, die von dem Herzen und der es umgebenden serösen Höhle erzeugt wird, wurde bei der Beschreibung der ersten Stadien schon hingewiesen. Es scheint angebracht sich diese Unterschiede in der Bedeutung der angewendeten Bezeichnungen klar zu machen und darauf hinzuweisen, dass das Wort Copula hier in übertragener Bedeutung angewendet wird.

Die dritten Bogen zeigen jetzt auch schon eine den zweiten ähnliche Verlaufsrichtung, während sie vorher genau frontal gestellt waren. Die dritten Schlundtaschen besitzen bei diesem wohlerhaltenen Tier nur in ihrem dorsalen Abschnitt eine deutliche Durchbruchsöffnung; in ihrem ventralen Abschnitt ist noch eine Verschlussmembran vorhanden. Es mag wohl an dem Erhaltungszustand des vorigen Stadiums liegen, dass dort gar nichts von einer Verschlussmembran zu erkennen war.

Die vierten und fünften Schlundbogen sind jetzt stärker und deutlicher ausgebildet als vorher, ebenso die sie aboral abgrenzenden Schlundtaschen; die fünfte Tasche ist auch hier durch Mesodermgewebe von dem Ektoderm getrennt. Der mediane Wulst ist jetzt im Gebiet dieser Bogen nicht mehr vorhanden, wohl aber ist eine deutliche Rinne in der Medianlinie zu bemerken, in deren Tiefe genau median verlaufend eine kleine Leiste hervorspringt. Jenseits der fünften Schlundtasche ist diese Rinne und die in ihr liegende Leiste nicht mehr vorhanden, dort beginnt schon das ziemlich enge, rundliche Darmrohr.

So liegen eigentlich hier zwischen diesen Schlundbogen in der Mitte zwei Rinnen, die durch die mediane Leiste von einander, und durch kleine laterale Leisten von den Schlundbogen selber getrennt sind; zugleich bewirken diese lateralen Leisten, dass die in Betracht kommenden Schlundbogen durch sie unter-

einander und oralwärts auch mit der Copula in Zusammenhang stehen. Dadurch ist eine nicht ganz uninteressante Ähnlichkeit des Verhaltens des Schlundbogenreliefs von Lacerta mit dem der Knorpel der Urodelenlarven entstanden. Hier sehen wir, dass die vierten und fünften Bogen durch die eben geschilderte Leiste mit der Copula in Zusammenhang stehen, und ähnlich sehen wir bei jenen Amphibien auch nicht direkt die aboralen Bogen an die Copula herantreten, sondern sich mit ihren medialen Enden aneinander legen, sodass dann schliesslich ein indirekter Zusammenhang mit der Copula und diesen Bogen entsteht. Natürlich darf auf Einzelheiten dieser Vergleich nicht ausgedehnt werden.

Die Entstehung der Rinne braucht nach den früher gegebenen Beschreibungen nicht erklärt zu werden, wohl aber die Leisten, vor allem die mediane. Querschnitte beweisen, dass die Leiste im oberen Abschnitt aus verdicktem Mesenchymgewebe besteht, im unteren Abschnitt findet man aber nicht weit von der Oberfläche entfernt in ihr den ventralen Teil des Perikardialraumes liegen. Nun sahen wir in früheren Stadien in der distalen Kiemenregion das Herz einen Wulst erzeugen. Ich stelle mir die Entstehung des jetzigen Zustandes so vor, dass mit der Weiterentwickelung der unteren Schlundbogen diese an Dicke und Länge zunehmen, gewissermassen das Herz überwachsen, und so von der Rachenhöhle wegdrängen; nur in der Mittellinie, wo die Schlundbogen nicht hinkommen, nach vergleichendanatomischen Erwägungen (cf. o.) auch kaum hinkommen können, bleibt der ursprüngliche Herzwulst als „Herzleiste“ bestehen.

Jenseits (aboral) der fünften Schlundtasche treten hier recht deutlich die sechsten Schlundbogen als kräftige Wülste auf. Sie sind in ihrer Verlaufsrichtung mehr sagittal gestellt als die oral gelegenen, was zweifellos mit der Enge des Darmrohres an dieser Stelle zusammenhängt. Trotzdem keine sechsten Taschen

diese Bogen aboral begrenzt, stehe ich nach früher gegebenen Erörterungen nicht an, sie doch als Visceralbogen anzusehen (cf. Kallius 97).

Stadium VII, dessen Rekonstruktion in Figur 18 der Tafel abgebildet ist, zeigt eine weitere mächtige Entwickelung der ersten Schlundbogen. Ihre tiefe mediane Einziehung ist nur noch als seichte Furche vorhanden. Sie haben wiederum nach der Mundhöhle zu in sagittaler Ausdehnung eine beträchtliche Verbreiterung erfahren, und zeigen dort nun zwei neben der Mittellinie liegende flache Wülste, die sich von den Schlundbogen selbst durch eine deutliche laterale Furche abgrenzen. Diese rundlichen Wülste an der der Mundhöhle zugewendeten Seite der ersten Bogen haben später besondere Bedeutung für die Entwickelung der Zunge. Die erste Schlundtasche, die schon im vorher beschriebenen Stadium sehr flach war, hat hier eine ähnliche Gestalt und reicht an keiner Stelle des Mundbodens an das Ektoderm, von dem sie durch dicke Bindegewebslagen getrennt ist. Die zweiten Bogen haben im wesentlichen eine ähnliche Gestalt wie die des Stadium VI, nur sind sie schon wieder etwas mehr frontal gestellt, nähern sich also dem ursprünglich beschriebenen Verhalten. Forschen wir nun nach dem planen Feld, das schon mehrfach erwähnt wurde, so sehen wir an seiner Stelle zwischen den ersten und zweiten Bogen in der Medianlinie oral von der immer noch deutlichen medianen Thyreoideaanlage eine kleine buckelförmige Erhabenheit, die lateralwärts in stumpfe Spitzen ausläuft, und sich im Niveau nicht mehr von der hinter ihr gelegenen Copula unterscheidet. Auch gegen die ersten Bogen hin legt sie sich ohne beträchtliche Niveaudifferenz an ihren hinteren Abhang an.

So ist aus dem planen Felde, das unpaar in der Medianlinie lag, ein Tuberculum geworden, das seitlich mit kleinen Spitzen gegen die ersten Schlundtaschen hin verläuft und vorn

und hinten die Höhe der benachbarten Teile ungefähr erreicht hat. Die Ähnlichkeit dieses Höckers mit dem von His an derselben Stelle beim Menschen beschriebenen Tuberculum impar ist evident und infolge dessen soll fernerhin dies Gebilde auch mit dem von His gewählten Namen belegt werden, ohne dass ich mich vorläufig auf die Homologien mit diesem Teile der Säugetierzunge einlassen will.

Die Teile der Copula, an die sich das Tuberculum impar angelegt hat, sind wesentlich kleiner geworden; der starke rundliche Höcker (Tafelfigur 17) ist verschwunden, an seiner Stelle liegt nur noch eine schmale Leiste, die gegen die zweiten Schlundbogen stärker abgegrenzt ist als vorher. Übrigens scheint der Höcker der Copula nicht immer so schnell wie bei diesem Embryo zu verschwinden und sich zurückzubilden, denn bei einem älteren Embryo, den wir im Stadium IX kennen lernen werden, ist er noch recht wohl ausgebildet. In wieweit derartige kleine Verschiedenheiten, die ich recht häufig bei der Zungenentwickelung fand, auf individuelle Variation, und in wieweit sie auf die Konservierung zurückzuführen sind, konnte bei dem doch verhältnismässig geringem Material nicht mit genügender Sicherheit in jedem Falle entschieden werden; dass aber die Variation häufig eine grosse Rolle spielt, kann wohl behauptet werden.

Die zweiten Schlundtaschen sind vollständig durchgängig, und klaffen recht weit. Die dritten Bogen sind genau frontal gestellt. Auch zwischen ihnen ist die Copula wesentlich kleiner und schmaler geworden. Die vierten, fünften und sechsten Bogen bieten nicht viel neues; die Rinne zwischen ihnen, die in der Tiefe die mediane Leiste recht deutlich zeigt, ist tief und stark ausgebildet. So kommt es, dass auch die laterale Begrenzung der Rinne, die jene Leisten bildet, die die medialen Enden der genannten Bogen verbindet, recht kräftig vorspringt.

Das folgende rekonstruierte, aber nicht abgebildete Stadium VIII schliesst sich nicht ganz ohne Lücke an VII an, lässt aber doch die wichtigsten Veränderungen nach den bisher gewonnenen Kenntnissen verstehen. Diese Veränderungen betreffen vor allem die oralen Gebiete des Mundbodens. Von der Mundhöhle her gesehen, lassen die ersten Bogen keine mediane Spalte mehr erkennen, sie ist nur noch an der ventralen Seite zu sehen, wo sie noch lange bestehen bleibt. Die Bogen sind noch breiter geworden, die sie abgrenzende erste Tasche noch flacher. Das vorher recht gut abgrenzbare Tuberculum impar ist nicht auf den ersten Blick wieder zu erkennen. Es ist bedeutend grösser geworden und der *orale Teil, der sich schon im letzten Stadium an die ersten Bogen anlegte, hat sich als breite Leiste zwischen die ersten Bogen in der Medianebene vorgeschoben.* Diese stark vorgeschobene Leiste ist zugleich der Grund, warum die mediane Spalte zwischen den ersten Bogen nicht mehr zu sehen ist: sie ist eben durch den vorderen Teil des Tuberculum impar ausgefüllt.

Zu beiden Seiten der langgewachsenen Spitze des Tuberculum, also schon im Gebiet der ersten Schlundbogen liegen die beiden Wülste, deren Abgliederung von dem Niveau dieser Bogen wir im Stadium VII beobachtet hatten, sie haben sich nun an die orale leistenförmige Spitze des Tuberculum impar angelegt von der sie etwas überragt werden.

Ich werde diese seitlichen Hervorragungen der ersten Bogen von jetzt an als „seitliche Zungenwülste" bezeichnen. Diese Bildungen sind für die Gestaltung der Zunge aller weiter zu untersuchenden Tiere von grosser Bedeutung.

Am hinteren Rande des Tuberculum impar müsste die mediane Thyreoideaanlage zu suchen sein, leider ist aber die Verbindung dieses Organes mit dem Mundboden vollkommen verloren gegangen und auch in späteren Stadien nicht wiederzufinden.

Die zweiten und dritten Schlundbogen zeigen wenig Veränderungen. Ihre Verlaufsrichtung ist aber nun wieder, wie zu Anfang schon, mehr frontal gerichtet, nur im medialen Teil ist der zweite Bogen deutlich aboralwärts gewendet. Die Copula ist auch in diesem Stadium, wie im vorhergehenden, recht schmal und niedrig, bietet auch sonst keine wesentlichen Veränderungen. Die Gebiete der vierten und fünften Bogen haben sich ebenfalls sehr wenig verändert, sodass auf sie nicht näher eingegangen zu werden braucht.

Im folgenden Stadium IX, das sich recht gut an das eben erwähnte anschliesst, betrifft die Hauptveränderung das Tuberculum impar, das schon vorher so eigenartige Entwickelung zeigte (cf. Tafelfigur 19).

Dies Tuberculum ragt als abgerundeter, immerhin ziemlich niedriger Höcker in die Mundhöhle vor; nach vorn läuft es in eine deutliche Leiste aus, die dem spitzen Ende des planen Feldes, das in früheren Stadien schon beschrieben wurde, entspricht. Nach beiden Seiten rechts und links verläuft der Höcker zur ersten Schlundspalte hin und hört ohne scharfe Grenze auf. Nach hinten (nach dem zweiten Bogenpaare hin) endet der Höcker auch zugespitzt und stösst dort an das orale Ende des als Copula gedeuteten Stückes, das im Stadium VI so besonders stark ausgebildet war, sich im folgenden Stadium aber schon wieder verkleinert hatte. Zu beiden Seiten des Tuberculum impar, und etwas nach vorn von seiner dicksten Stelle liegen die schon vorher beschriebenen, nun noch deutlicher gewordenen seitlichen Zungenwülste. Sie sind sowohl gegen das Tuberculum, als auch gegen das Gebiet der ersten Schlundbogen wohl abgegrenzt. Namentlich die Abgrenzung gegen die dem Munde zugewendeten Flächen der ersten Bogen, von denen diese Wülste ja ihren Ursprung genommen haben, ist deutlicher, die trennende Furche am lateralen Rande der Wülste tiefer geworden, wie die Tafelfigur 19 wohl auch gut erkennen lässt.

Im hinteren Abschnitt ist die Trennung der seitlichen Zungenwülste von dem Tuberculum impar nicht so scharf wie im vorderen. Daher macht es dort den Eindruck, als gehörten Tuberculum und Zungenwülste zusammen, ja als wenn die Zungenwülste sogar von dem Seitenrande des Tuberculums entsprängen. Die Verfolgung der einzelnen Stadien zeigt aber den wahren Sachverhalt deutlich, und es ist unnötig, diesen im einzelnen nochmals zu wiederholen.

Die orale Begrenzung der zweiten Schlundbogen ist scharf. Diese Bogen selbst sind stark in die Mundhöhle hineingewölbt und viel kräftiger ausgebildet als in einem der früheren Stadien. Die sie aboralwärts begrenzende zweite Schlundtasche ist spaltförmig und führt noch immer von der Mund-Rachenhöhle nach aussen. Am medialen Abschnitt der zweiten Bogen ist insofern eine Veränderung eingetreten, als sie jederseits durch eine tiefe Furche von der Copula in der Mittellinie abgegrenzt sind. Die Copula selbst ist noch kräftig und deutlich hervorragend; über ihre orale Zuspitzung wurde vorher schon gesprochen. Dadurch, dass die Rinne zwischen dem medialen Rande der zweiten Bogen und der Copula sich jederseits in das Gebiet der dritten Bogen hinein fortsetzt, hängen die zweiten und dritten medialen Bogenenden durch eine Art Leiste zusammen (cf. Tafelfigur 19). Die Verlaufsrichtung der Längsachse der zweiten Bogen ist fast genau frontal, sie bildet also mit der Medianlinie einen rechten Winkel, während dieser Winkel im Stadium VI noch (oralwärts offen) ungefähr 60° betrug. Auf diesen Punkt werden wir im weiteren Verlauf der Entwickelung wohl zu achten haben.

Die Verlaufsrichtung der Längsachse der dritten Bogen ist parallel der der zweiten. Durch die dritte Schlundspalte kommuniziert die Mundhöhle noch mit dem den Embryo umgebenden Medium. Bei keiner von den folgenden Taschen ist dies der Fall. Über die weiteren Bogen ist nichts Bemerkenswertes zu

berichten. Wir werden beim nächsten Stadium erst auf die dortigen Verhältnisse genauer zurückzukommen haben.

Bei dem nun zu schildernden Stadium X sind wieder eine Reihe von wichtigen Veränderungen zu bemerken (Tafelfigur 20). Das beim ersten Blick auffallendste Gebilde ist eine in der Medianlinie vom vordersten Rande der ersten Bogen bis zu den sechsten hin verlaufende Leiste, die in dieser Schärfe bisher auch nicht annähernd ähnlich bestand. Natürlich werden wir sie aus den in dieser Gegend bei jüngeren Stadien befindlichen Bildungen herzuleiten haben; das macht auch nicht allzuviel Schwierigkeiten. Wir beginnen die Schilderung also damit, diese Leiste zu erklären, die übrigen Veränderungen sind nicht allzu bedeutend. Zunächst interessiert uns ihr vorderstes Ende.

Wenn man den Mundeingang betrachtet, die Rekonstruktionen also von der oralen Seite und etwas von oben her inspiziert, dann springt sofort in die Augen, dass das vorderste Ende der Leiste weit über den vorderen Rand der ersten Schlundbogen herüberragt. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass dieser starke Fortsatz als die weiter vorgewachsene Spitze zu erklären ist, die auch in Stadium VIII und IX zu bemerken war. Die Schwierigkeit liegt nur darin, zu entscheiden, ist diese Leiste das nach vorn gewachsene orale Ende des Tuberculum impar, oder ist sie ein medianes nach vorn herausgewachsenes Stück aus der Vereinigungsstelle der ersten Schlundbogen. Wir werden auf diese Frage noch einzugehen haben bei der histologischen Durchforschung der in Rede stehenden Gebiete, immerhin ist es aber wohl nötig, doch auch hier schon zu dieser Frage Stellung zu nehmen. Die Leiste schreitet ungefähr in demselben Maasse fort, als sich im Laufe der Weiterentwickelung die seitlichen Zungenwülste oralwärts hin vergrössern, und während diese unzweifelhaft von dem Gebiete der ersten Bogen, so weit sie mundwärts schauen, abgetrennt werden, so scheint mir der vorderste jetzt so sehr vorspringende Teil der medianen

Leiste doch durch das oralwärts vorgerichtete Vorwachsen der Spitze des Tuberculum impar entstanden zu sein. Auffallend bleibt dabei natürlich der Umstand, dass ein ursprünglich durchaus nicht in diese Gegend gehöriges Gebilde — denn das Tuberculum impar legt sich ja aboral von dem ersten Bogenpaar an — so weit vorwächst, dass es schliesslich sogar diese selber nicht unbeträchtlich überragt. Denkbar wäre wohl noch die andere eben gestreifte Möglichkeit. Man könnte sich vorstellen, dass im vorigen Stadium z. B. das Wachstum der Spitze des Tuberculum aufhört und sich an diese Spitze weiter oralwärts eine Leiste anlegt, die sich aus dem medialen Gebiet der ersten Bogen differenziert, also eine im Gebiet dieser Bogen jetzt auftretende Copula wäre. Theoretisch liesse sich nicht allzuviel gegen eine derartige Auffassung einwenden. Aber die Durchmusterung der Schnittserien spricht gegen die Annahme, dass die vorderen Abschnitte der Leiste aus zwei Abteilungen bestehen, man müsste dann doch zu irgend einer Zeit eine Differenz in der Struktur jener Leiste finden können. Das ist aber durchaus nicht der Fall. Die Leiste besteht vom Tuberculum impar bis zum oralen Rande hin aus vollständig einheitlichem Gewebe, während deutlich in der Anordnung der Zellen zu beiden Seiten von ihr, also im Gebiet der seitlichen Zungenwülste, erkennbar ist, dass diese sich an den mittleren Abschnitt heranlegen. Dazu kommt, dass in ihr eine Bildung aufzutreten beginnt, die im ganzen Verlauf durchaus einheitlich ist, und deren oral gerichtetes Vorwachsen auch weiterhin zu verfolgen ist, nämlich das Knorpelskelett der Leiste, das als Processus entoglossus dauernd bestehen bleibt. Selbstverständlich haben wir auf dieses Organ später noch genau einzugehen, aber es ist doch nötig im Interesse der Lösung dieser prinzipiell wichtigen Frage, hier schon auf diesen wichtigen Beweispunkt hinzudeuten. Es bleibt also durchaus nichts weiter über, als zu sagen: die orale Spitze des Tuberculum impar ist

in diesem Stadium über die orale Grenze der ersten Bogen in der Medianlinie hinausgewachsen und während dieses Vorganges legen sich daran die sich immer stärker verbreiternden seitlichen Zungenwülste. Damit ist diesem Teil des Tuberculum impar eine mächtige, weit reichende Beeinflussung der Gestaltung der vorderen Mundhöhlengegend zugefallen.

An der Leiste fällt ferner auf, dass sie, wie das auch die Tafelfigur 20 erkennen lässt, an ihrem oralen Ende ungefähr noch einmal so dick ist, wie an dem Ende, wo das Tuberculum an die Copula im vorderen Gebiet der zweiten Schlundbogen angrenzt.

Forschen wir nun nach den übrigen Teilen des Tuberculum, so ist beim Vergleich mit dem Stadium IX, wo es recht gut als rundlicher breiter Höcker entwickelt war, zu bemerken, dass in der Medianebene auch eine Leiste entstanden ist, die nach vorn in die eben beschriebene Leiste übergeht, also keine scharfe Grenze hat. Nur dadurch ist die Leiste des hinteren Teiles des Tuberculum ausgezeichnet, dass sie nicht so stark vorspringt, also niederer, flacher ist als der vordere Abschnitt. Aboralwärts geht die aus dem aboralen Abschnitt des Tuberculum impar entstandene Leiste kontinuierlich höher werdend in eine auch etwas verbreiterte Leiste über, die zweifellos der früheren gut isolierbaren Copula entspricht, oder wohl besser, aus ihr entstanden ist. Jetzt befinden wir uns im Gebiet der zweiten und dritten Visceralbogen. Weiter aboralwärts geht diese „Copularleiste“ in eine deutlich hervorspringende, nach hinten etwas schmäler werdende Leiste über, die bis zum Ende des Branchialgebietes zu verfolgen ist. Dieses letzte Ende entspricht ganz offenbar jener Leiste, die im Stadium VI genauer beschrieben wurde und die sich dort noch gegen die Copula im Gebiet des zweiten und dritten Bogens gut abgrenzte, was jetzt nicht mehr der Fall ist.

In jenem Stadium brachten wir diese Leiste noch in Beziehung zu unter ihr und zum Teil in ihr liegenden Abschnitten des Gefässapparates; das ist jetzt nicht mehr gut angängig, wir werden später von den dort befindlichen Gebilden zu reden haben, die dem Skelettapparat angehören, und deren Entwickelung wohl die Gefässe von der Nähe des Mundbodens abgedrängt haben.

So sehen wir also in diesem interessanten Stadium eine mediane Leiste das ganze Branchialgebiet durchziehen, die aus drei ursprünglich mehr oder weniger getrennten Stücken zusammengesetzt ist: oral zunächst aus der medianen vorderen Spitze und dem hinteren „Körper" des Tuberculum impar, dann aus der Copula zwischen dem zweiten und dritten Bogen, und endlich aus einer Leiste im Gebiete der vierten, fünften und sechsten Bogen.

Es liegt nun gewiss nahe, diese mediane Leiste ohne weiteres als Copula der Visceralbogen zu bezeichnen. Wie schon besprochen, dürfte dies aber aus verschiedenen angeführten Gründen Schwierigkeiten haben. Der Zerfall in einzelne Stücke, die sich während der Entwickelung aneinander anlegen, brauchte allerdings kein Gegengrund zu sein, denn auch bei niedrigerstehenden Tieren setzt sich die Copula aus einzelnen Teilen zusammen. Vergleichen wir aber einmal das Relief des Mundbodens dieses Stadiums von Lacerta mit den homologen Bildungen bei Amphibien, so weit sie uns durch frühere Untersuchungen bekannt geworden sind, so ergeben sich doch sehr bemerkenswerte Unterschiede[1]). Wenn diese Leiste eine Copula sein sollte, dann verhält sie sich ganz anders als bei den Am-

[1]) Auf die Berechtigung der Übertragung der bei niederen Tieren gebräuchlichen Bezeichnungen des Visceralskelettes auf die Reliefbildungen am Boden der Mundhöhle von Lacerta, die allerdings auch zum Teil durch Knorpelbildungen erzeugt werden, brauche ich hier nicht noch einmal einzugehen.

phibien, dort treten die zweiten bis sechsten Bogen an ein kurzes oralwärts gelegenes Stück der Copula heran, während hier vom ersten Bogen an bis zum sechsten die Copula vorhanden wäre, genau so lang wie das ganze Branchialgebiet selbst, sodass die kürzesten Bogen noch direkt zur Copula gelangen. Dieser Zustand würde uns also auf viel niedrigere Zustände, als wir sie bei den Amphibien finden, verweisen. Deswegen wären also schwere Bedenken gerechtfertigt, die Leiste mit einer Copula vergleichen zu wollen, zumal da wir schon bei jüngeren Stadien von Lacerta eine gewisse Ähnlichkeit mit Amphibien nachweisen konnten. Dieser hier nicht ganz zu umgehenden Erörterung werden wir später noch weitere Ausgestaltung zu geben haben.

Sehen wir uns nun, oral-aboral in gewohnter Weise vorgehend, die weiteren Veränderungen an.

Die ersten Bogen haben nun statt der früheren Einkerbung im vorderen Rand dort die mediane Leiste, die weit nach vorn vorragt. Nur auf der ventralen Fläche finden wir noch eine leichte Furche, die die beiden Bogen in der Mittellinie trennt. Die beiden seitlichen Zungenwülste sind wohl ausgebildet, lateral sind sie durch eine Furche von dem Bogen, aus dem sie entstanden sind, medial von der medianen Leiste getrennt. Die erste Schlundtasche ist noch gut zu erkennen.

Trotzdem die zum Teil schon beschriebenen Veränderungen mit dem Tuberculum impar vor sich gegangen sind, ist dieses doch immer noch zu erkennen und abzugrenzen. Allerdings verdient es nun nicht mehr seinen Namen, der aber gleichwohl beibehalten werden mag. Die mediane Leiste wurde schon erwähnt, an diese schliessen sich zu beiden Seiten sehr wenig prominierende dreiseitige Flächen, die mit der Basis nach der Medianlinie zu, mit der Spitze den ersten Schlundtaschen zugewendet sind. Beim Vergleich mit Stadium IX ergiebt sich, dass das Gebiet des Tuberculum sich etwas lateralwärts ausgedehnt hat, und dass seine Abgrenzung gegen die zweiten

Schlundbogen bei weitem nicht mehr so scharf ist, wie im vorigen Stadium (cf. Tafelfigur 19 u. 20).

Die zweiten und dritten Bogenpaare haben sich kaum verändert. Die zweiten und dritten Schlundtaschen sind durchgängig, ebenso wie nun auch die vierten. Die vierten Bogen sind ausserordentlich kurz und verlaufen in frontaler Richtung. Die fünften Bogen sind die allerkleinsten, sie sind durch eine fünfte Tasche aboralwärts begrenzt, die nicht schlitzförmig wie die anderen ist, sondern eine rundliche Grube bildet. Sie verlaufen nicht frontal, sondern schräg von dorsal-lateral nach ventral-medial. Aboral von ihnen befindet sich noch je ein Wulst auf jeder Seite, der ziemlich genau dorsal-ventral in sagittaler Richtung verläuft. Diese Wülste können entsprechend dem, was ich seiner Zeit beim Säugetier- und menschlichen Kehlkopf (Kallius 97) auseinander gesetzt und oben auch schon einmal erwähnt habe, als sechste Visceralbogen bezeichnet werden, die sich immer deutlicher zu den Arytänoidwülsten umgestalten und später den Kehlkopfeingang begrenzen. Während nun die zweiten, dritten, vierten und sechsten Bogen an ihrer medialen Seite durch einen ziemlich breiten leistenartigen Vorsprung zusammenhängen, der mit dem der anderen Seite dann die zuerst geschilderte mediane Leiste einschliesst (cf. Tafelfigur 20), reichen die fünften Bogen eben wegen ihres geschilderten Verlaufes nicht an diese Verbindungsleisten heran, womit schon gekennzeichnet ist, dass sie eine untergeordnete Rolle spielen, und ihr späteres Verschwinden weiterhin in die Wege geleitet ist.

Durch die mächtig hervorragenden Arytänoidwülste oder sechsten Visceralbogen ist das Lumen des Darmrohres, das früher fast kreisrund war, stark abgeplattet und stellt einen Schlitz dar, der in dorsoventraler Richtung verläuft.

Einen nicht unbeträchtlich weiter entwickelten Zustand stellt die Rekonstruktion des Stadiums XI dar, dessen Abbildung in

Tafelfigur 21 gegeben ist. Trotzdem schliesst es sich aber sehr gut an das eben beschriebene Stadium an. Auch sind jetzt schon die Knorpelanlagen, die in vorhergehenden Stadien in den Schlundbogen recht undeutlich waren, besser abzugrenzen; auf diese wird hier aber zunächst keine Rücksicht genommen, da sie ja im Zusammenhang dargestellt werden müssen. Die hauptsächlichsten Veränderungen betreffen jetzt den oralen und aboralen Teil der Kiemenregion, während die mittleren Partien im ganzen wenig verändert sind.

Immer noch, wenn auch nicht mehr im ganzen Verlaufe gleich deutlich, ist die im vorigen Stadium so besonders ausgeprägte mediane Leiste zu erkennen. Sie geht vom vorderen Rande des Unterkiefers bis zum Kehlkopfseingang hin. Wir werden ihrer bei den einzelnen Gegenden, die zu beschreiben sind, gedenken.

Der erste Schlundbogen, der Unterkieferbogen, ist ganz besonders auffallend verändert. Bisher lag die ganze Region, die wir besprochen haben, ziemlich gut ausgebreitet fast in einer Ebene. Nur im Gebiet der Copula zwischen den zweiten und dritten Paaren der Schlundbogen fiel die Gegend nach hinten etwas ab, sodass der Medianschnitt durch den Mundboden dort die Spitze eines stumpfen Winkels zeigt, der ventralwärts offen ist. Jetzt ist das aber wesentlich anders geworden. Zwar ist der Knick an der eben genannten Stelle noch vorhanden, aber der Unterkiefer ist in seinem vordersten Teil fast rechtwinklig ventralwärts gebogen. Er ist nach vorn schnabelförmig verlängert, und diese Verlängerung weist an seiner obersten Fläche dieselben Eigentümlichkeiten auf, die an dem hinteren Teile des Bogens schon im Stadium X zur Beobachtung kamen. Man sieht also die vorn sich verbreiternde mediane Leiste bis fast zum vordersten Rande des Kiefers reichen; neben ihr liegen die nach vorn fortgeführten seitlichen Zungenwülste, die an der rechtwinkligen Biegung sehr scharf vom Gebiet des

Unterkiefers selbst abgegrenzt sind, während weiter nach vorn, in dem also jetzt neu hinzugekommenen Teile, die Abgrenzung weniger scharf und nur durch eine seichte Furche bezeichnet ist. Der vorderste Teil, der Unterkiefer selbst, ragt jetzt etwas über die genannten Bildungen hervor, was früher nicht der Fall war, indem noch in Stadium X die mediane Leiste den Kiefer nicht unbeträchtlich überragte. Diese rechtwinklige Biegung des Unterkiefers scheint mir besonders bemerkenswert. Sie wird bei etwas älteren Tieren noch stärker, fällt deswegen so auf, weil hierdurch ein Zustand herbeigeführt wird, der sehr wenig ähnlich mit dem des ausgebildeten Tieres ist. Dort liegt der Unterkiefer mit der Längsachse des Tieres parallel, während er hier mit ihr, soweit man bei den gekrümmten Embryonen die Längsachse als Vergleichsmoment benützen kann, einen rechten Winkel bildet, also an Zustände erinnert, die wir bei Vögeln und bei Säugetieren in älteren Embryonalstadien und bei ausgewachsenen Individuen finden. Ob diese bei Reptilien vorübergehende Stellung (denn schon bei älteren Embryonen finden wir Zustände, die dem ausgewachsenen Tiere gleichen) nur auf mechanische Ursachen zurückzuführen sind[1]) oder ob hier phylogenetisch wichtige Momente in Frage kommen, ist zu erwägen. Denkbar wäre schon, dass Reptilienvorfahren einen mehr schnabelförmigen Kiefer besessen hätten, und dass seine in der Längsachse des Körpers gelegene Stellung bei den Lacerten durch Anpassung erworben wäre. Doch wird bei der Betrachtung der bisher beschriebenen Rekonstruktionen ohne weiteres klar, dass gerade die dorsale Fläche der vorderen Mundhöhlengegend sich durch schnelles Wachstum und durch mächtige Neubildungen auszeichnet, sodass diese Knickung wohl allein durch mechanische Ursachen bedingt sein könnte. Solange wir keine weiteren Gründe stammesentwickelungsgeschicht-

[1]) Rathke (39) hat auf diese Biegung bei der Natter aufmerksam gemacht, und führt sie auf mechanische Bedingungen zurück.

licher Natur haben, dürfen wir diese mechanische Erklärung wohl als allein berechtigte ansehen.

Wir beobachten also eine beträchtliche Verlängerung des Unterkiefers, verbunden mit Verlängerung der auf ihm gelegenen Bildungen, die aus den seitlichen Zungenwülsten und der zwischen ihnen liegenden weit vorgewachsenen Spitze des Tuberculum impar bestehen.

Sehen wir uns nun nach dem Gebiete des aboralen Teiles des Tuberculum impar um, so scheint es, als wenn es jetzt wieder etwas deutlicher abgrenzbar wäre, als in dem vorigen Stadium[1]), An der Stelle, wo wir es zu suchen haben, ist die mediane Leiste weniger vorspringend, und seitlich von ihr befindet sich je ein kleines, etwas eingesunkenes Feld, das an der Figur wohl eben noch zu bemerken ist. Im ganzen hat die Stelle die Form eines gleichschenkeligen Dreieckes, dessen Basis auf den zweiten Schlundbogen ruht und dessen Spitze fast bis dorthin in der medianen Leiste reicht, wo sie mit dem ganzen Unterkiefer die rechtwinklige Biegung zeigt. Ähnlich wie im vorigen Stadium ist die Grenze der Gegend des Tuberculum impar gegen die zweiten Bogen mehr verwischt, sie werden in ihrem medialen Abschnitt gewissermassen mit in die Bildung des vorderen Teiles der nun wohl unverkennbaren Zungenanlage hineingezogen. Das zeigt sich ferner auch darin, dass ihre Längsachsen deutlich von hinten aussen nach vorn innen verlaufen, also nach vorn und nach der Mittellinie hin convergieren und einen aboralwärts offnen stumpfen Winkel bilden, während vorher (IX) ein gestreckter, noch früher (VI) ein dort oralwärts offener Winkel vorhanden war. Diese Stellungsänderung ist offenbar mechanisch zu erklären, indem die medialen vorn

[1]) Dies tritt bei der Vergleichung der Tafelfiguren 20 und 21 nicht so deutlich hervor, wie bei der Betrachtung der Modelle selber, die man von verschiedenen Seiten und bei verschiedener Beleuchtung viel genauer untersuchen kann.

gelegenen Gebiete der Kiemenregion durch ihr rapides Wachstum in der That einen Zug an den hinter ihnen gelegenen Partien ausüben. Auch auf die dritten Schlundbogen erstreckt sich dieser Enfluss.

Im Gebiet dieser zweiten und dritten Bogen ist die mediane Leiste, die aus der Copula entstanden war, nicht mehr ganz so deutlich ausgebildet, aber doch immer noch zu erkennen. Die zweiten und dritten Schlundtaschen sind noch durchgängig. Die vierten Bogen sind sehr kurz und etwas verbreitert. Die fünften Bogen sind nur ganz klein, sodass sie in der Tafelfigur nicht mehr zu erkennen sind. Die vierte Schlundtasche ist ganz schmal, ist aber an dem mir zur Verfügung stehenden Embryo durchgängig.

Die sechsten Bogen, die als Arytänoidwülste bezeichnet worden waren, sind breit und dick und legen sich in der Mittellinie dicht an einander, in ganz ähnlicher Art, wie es von mir bei den Säugetieren beschrieben worden ist. Jetzt kann man somit auch bei diesem Tiere von einem wohl erkennbaren Larynxeingang sprechen; bis zu ihm reicht die im Gebiet der zuletzt besprochenen Schlundbogen wohl ausgebildete Fortsetzung der medianen Leiste. Die höchste Wölbung der Arytänoidwülste steht ungefähr in derselben frontalen Ebene, die durch die fünften Schlundtaschen gelegt werden kann, woraus sich ergiebt, dass sie schon auf dem Wege sind, in oraler Richtung vorzurücken.

Im nun folgenden Stadium XII sind Veränderungen vor sich gegangen, die für die definitive Gestaltung der Zunge von allergrösster Bedeutung sind (Tafelfigur 22).

Das Gebiet der ersten Schlundbogen hat im Wachstum alle anderen weit überflügelt. Auf ihm ist nun auch ein Gebilde, das man Zunge nennen darf, wohl abzugrenzen. Bei der Ansicht von der dorsalen, also der Seite der Mundhöhle her, sieht man zunächst die beiden Unterkieferbogen nach der Mittellinie

hin konvergieren. In der Mitte sind sie am vorderen Rande von einander durch eine deutliche Furche getrennt. Die Verlaufsrichtung der beiden Bogen wird angezeigt durch ihren seitlichen Rand[1]). Diese beiden Ränder bilden zusammen einen Winkel von ca. 60°. In dem eben beschriebenen jüngeren Stadium beträgt derselbe Winkel ungefähr 100°, während er bei noch jüngeren Embryonen gegen 180° betragen mag. Aus diesen Zahlen ergiebt sich schon ein deutliches, oralwärts gerichtetes Hervorwachsen der medialen Teile der beiden Bogen, auf das schon mehrfach hingewiesen wurde, das aber noch nie so rapide vor sich gegangen war, wie in der Zeit zwischen Stadium XI und XII.

Dementsprechend sehen wir nun auch die beiden seitlichen Zungenwülste, die zwischen sich die mediane Leiste fassen, und die im zuletzt geschilderten Stadium vorn an der Grenze in das Niveau der ersten Schlundbogen übergingen, ausserordentlich mächtig vergrössert.

Noch ist die mediane Leiste ebenfalls zu erkennen, aber sie hört ein nicht unbeträchtliches Stück aboralwärts von der erwähnten Incisur, die die beiden Unterkieferbogen in der Mitte abgrenzt, auf deutlich hervorzuragen und verliert sich ganz allmählich in dem medianen Gebiet, in dem die Bogenhälften aneinander stossen. An diese Leiste legen sich die seitlichen Zungenwülste an, die jetzt sehr scharf von dem Gebiet der Schlundbogen durch eine tiefe Furche abgegrenzt sind.

Im Gebiet des ersten Bogens entsteht somit eine mittlere, durchaus zungenförmig zu nennende Hervorragung, die breit dieser Gegend aufsitzt. In der Medianlinie ragt eine leistenförmige Bildung über die an sie grenzenden seitlichen Zungenwülste hinaus, die nach vorn sich verschmälernd zugespitzt zu-

[1]) Ausserdem natürlich auch durch die in ihnen gelegenen Knorpelanlagen, auf die ja aber hier noch nicht eingegangon werden soll.

sammen mit der medianen Leiste enden. So kommt also auch eine Art Zungenspitze zustande, die aber nicht über die Unterlage, wie man es sonst zu sehen gewohnt ist, zipfelförmig hervorragt.

Verfolgen wir die Zungenanlage nun nach hinten, so ist an dieser Rekonstruktion besonders deutlich der auch im vorigen Stadium schon gebührend hervorgehobene rechte Winkel, in dem die ganze Zungenanlage ventralwärts umbiegt, zu finden. An dieser Stelle hatten wir noch im vorigen Stadium die Abkömmlinge des Tuberculum impar erkennen können und die jetzt beschriebene Rekonstruktion schliesst sich hier so gut an früheres an, dass wir ebenfalls bestimmt sagen können: wir befinden uns nun im Gebiet des ehemaligen Tuberculum impar.

Auch hier ist wieder, sogar noch etwas deutlicher als vorher, die mediane Leiste zu finden, die sich ganz kontinuierlich an die im Gebiet des ersten Bogens beschriebene anfügt. Dann ist aber ein Fortschritt gegen vorher darin zu bemerken, dass die vorderen medianen Abschnitte des zweiten Visceralbogens vollständig mit hineingezogen sind in die Gegend des Tuberculum. Von diesem Vorgang waren die Anfänge schon im Stadium XI deutlich zu erkennen. Jetzt ist es an der Rekonstruktion nicht mehr möglich zu unterscheiden, welche Teile dieses Abschnittes der Zungenanlage dem Tuberculum, und welche dem zweiten Schlundbogen angehören. Die zweiten Bogen strahlen also, sich medial verbreiternd in die Zunge hinein. Die Verlaufsrichtungen der beiden Bogen jederseits bilden einen aboralwärts offenen Winkel, der spitzer geworden ist, als im letzten Stadium. Der Winkel mag jetzt ungefähr 90° messen. Die dritten Bogen verlaufen den zweiten parallel und sind nur durch eine seichte (zweite) Schlundtasche von ihnen getrennt. Natürlich ist diese Schlundtasche nicht mehr durchgängig und erreicht auch nicht mehr das Ektoderm. Wie im einzelnen der Verschluss der Tasche erfolgt, habe ich nicht genauer feststellen können, da mir Zwischenstadien fehlen. Auch scheint der Verschluss sehr

schnell vor sich zu gehen. Wahrscheinlich legen sich die zu der Tasche zugehörigen Bogen eng aneinander und dort, wo sie sich berühren, verschwindet dann die trennende doppelte Epithellage.

Im ganzen Gebiet der dritten und auch im aboralen Teil der zweiten Bogen ist ausserdem eine für die Zungenanlage äusserst wichtige Falte zu bemerken. Sie verläuft an der Grenze des lateralen und mittleren Drittels des dritten Bogens in einer lateral konvexen Biegung, deren orales Ende noch auf den hinteren Teil des zweiten Bogens übergeht. Dort liegt das orale Ende der Falte weiter lateral als der eben beschriebene Anfang, der sich am hinteren Rande des dritten Bogens befindet. Diese Falte dient offenbar dazu, die Gebiete des dritten und zweiten Bogens, die zur Zungenbildung benutzt werden, von denen, die den übrigen Teil des Mundbodens bilden, abzugrenzen.

Die dritten Schlundtaschen sind nach der Mundhöhle zu ganz flach. Als solider Epithelstrang sind sie noch eine kleine Strecke weit in das Bindegewebe hinein zu verfolgen. Natürlich sind diese Taschen auch nicht mehr durchgängig. Die vierten Bogen sind als irgend wie beträchtliche Wülste nicht mehr zu erkennen, vor allen Dingen deswegen nicht, weil die vierten Taschen verschwunden sind, nur ein solider Epithelstrang zeigt durch seine Verbindung mit dem Epithel der Mundhöhle die ehemalige Lage der Tasche an. Die fünften Bogen und Taschen sind gänzlich geschwunden. Aber in das Gebiet dieser zuletzt genannten Bogenpaare erstreckt sich die aborale Fortsetzung der Falte hinein, die wir im Gebiet des dritten und teilweise auch im Gebiet des zweiten Bogens gefunden haben. Sie grenzt scharf von jeder Seite her ein medianes Gebiet des Bodens der Rachenhöhle ab, das sich kontinuierlich an die vorher bis zum dritten Bogen hinab verfolgte Zungenanlage anschliesst. Am hintersten Ende dieser Region liegt die von zwei rundlichen,

flachen Wülsten begrenzte Öffnung des Kehlkopfes. Da wir diese nach den Betrachtungen, die wir bei Stadium XI angestellt haben, genau in dem Bereich der sechsten Bogen lokalisieren konnten, so finden wir also in den eben genannten Wülsten die sechsten Bogen wieder. Allerdings müssen sich diese, da die ganze Gegend des Aditus laryngis recht stark in das Lumen der Rachenhöhle hervorragt, gehoben, ja sogar oralwärts vorgeschoben haben, denn das rundliche Loch des Aditus liegt nun etwa in der Höhe der vierten Schlundbogen. Hier vollzieht sich also ein ganz ähnlicher Vorgang, wie ich ihn seiner Zeit bei der Entwickelung des Säugetierkehlkopfes beschrieben habe und wie ihn Gegenbaur (92) auch vergleichend anatomisch durch Betrachten der ausgebildeten Formen der verschiedenen Tierklassen erwiesen hat. Der Anfang dieses Vorrückens war schon im vorigen Stadium zu beobachten.

Es scheint bemerkenswert, dass die ganze hintere Wand des Kehlkopfes und auch die vordere des dann aboralwärts folgenden Ösophagus fest mit der anliegenden Schleimhaut verwachsen ist, sodass dort keine Spur eines Lumens zu erkennen ist. Erst nach einer geraumen Strecke zeigt der Ösophagus dann wieder ein Lumen (cf. auch Textfigur 42).

Nicht ohne Mühe lässt sich das nächst ältere mir zur Verfügung stehende Stadium XII mit den eben geschilderten Verhältnissen in Beziehung bringen. Trotz vielfacher Bemühungen ist es mir nicht gelungen, ein Zwischenstadium zwischen XII und XIII zu erhalten, woraus ich zugleich entnehme, dass die Umbildungen ganz ausserodentlich schnell vor sich gehen. Jedoch bei genauer Erwägung und bei Rücksichtnahme auf die Knorpel, von denen bald die Rede sein wird, kommt man wohl über die grössten Schwierigkeiten hinweg.

Bei Betrachtung der Rekonstruktion ist besonders auffallend, dass jetzt die ganze Gegend des Unterkiefers sich mit dem Kehlkopfeingang in die Längsachse des Körpers gestreckt hat. Jetzt

besteht also nicht mehr die vorhin an der Zungenanlage geschilderte rechtwinklige Knickung, sondern die Verhältnisse ähneln nun durchaus denen des erwachsenen Tieres, bei dem der Unterkiefer mit den Teilen des Bodens der Mundhöhle in der Längsachse des ganzen Körpers liegt.

Man kann jetzt sehr wohl schon eine allseitig abgrenzbare „Zunge" erkennen, die im Vergleich mit den Bildungen des vorigen Stadiums, aus denen sie doch entstanden ist, ziemlich klein ist. Mit diesem deutlichen Zurückbleiben im Wachstum und mit dem nachweisbaren nicht unbeträchtlichen Vor- und in die Länge Wachsen des Unterkiefers selbst, mag die eben erwähnte Streckung wohl zusammenhängen.

Die Inspizierung des vorderen Teiles der Rekonstruktion ergiebt, dass die beiden seitlichen Zungenwülste jetzt durch eine tiefe Furche lateral von dem Gebiet des Unterkiefers getrennt sind. Auch am vordersten Ende, wo sie im vorigen Stadium noch undeutlich vom Unterkiefer abzugrenzen waren, sind diese Wülste durch tiefe Furchen getrennt, springen sogar als zwei seitliche Spitzen der Zunge nicht unbeträchtlich über die Unterlage hervor, und überragen die sogleich zu erwähnende, von früheren Stadien her bekannte mediane Leiste. So zeigt die Zunge also hier vorn zwei laterale Spitzen, die als vorderste Teile der Zungenwülste, die sich von dem Boden der Mundhöhle abgelöst haben, aufzufassen sind. Die Furchen, die seitlich die Zungenwülste vom Unterkiefer trennen, konvergieren median- und ventralwärts, sodass nun die Anheftungsstelle der Zunge am Boden der Mundhöhle schmaler ist als am Dorsum linguae. Von einem solchen kann man nun wohl sprechen, denn ähnlich wie im vorigen Stadium setzen sich die Seitenflächen der Zungenwülste rechtwinkelig gegen die ziemlich plane obere (dorsale) Fläche ab, an der die sogleich zu erwähnenden Einzelheiten noch an den früheren Zustand erinnern. Zwischen den beiden Spitzen der Zunge liegt in der Mittelebene die bekannte mediane Leiste,

allerdings nur schwach ausgebildet. Sie verläuft ventralwärts nach dem Boden der Mundhöhle zu und verliert sich in ihm. Während sie in früheren Stadien die seitlichen Zungenwülste vorn überragt, ist dies nicht mehr der Fall, ja sie ist dort sogar an die ventrale Seite der Zunge verlagert worden, da die Zungenwülste gewissermassen über sie hinausgewachsen sind. Aus ihr ist also eine Bildung entstanden, die durchaus dem Frenulum der erwachsenen Zunge entspricht.

Auf dem Rücken der Zunge ist namentlich im hinteren Abschnitt diese mediane Leiste auch deutlich zu sehen, sie ragt aber nicht mehr wie früher über die seitlichen Zungenwülste hinüber, sondern diese liegen mit ihren höchsten Stellen in demselben Niveau mit ihr. Daraus ergiebt sich, dass ein beträchtliches Hervorwachsen der Zungenwülste in dorsaler Richtung, also in die Mundhöhle hinein, stattgefunden hat. Im hinteren Teile der Zunge, ungefähr an der Grenze des dritten und vierten Viertels der ganzen Länge (von vorn her gerechnet) ist ein höchster Punkt der medianen Leiste zu erkennen; bis zu diesem steigt die Leiste von vorn nach hinten an, um dann wieder abzufallen. Es liegt nahe diesen Punkt mit der bis zum vorigen Stadium mit ziemlicher Sicherheit zu erkennenden vorderen medianen Grenze des Körpers des Tuberculum impar in Beziehung zu bringen; meiner Meinung nach ist man dazu auch berechtigt, wie ich aus genauer Betrachtung der Rekonstruktionen schliesse. An den Abbildungen ist dies natürlich nicht mit derselben Deutlichkeit zu erkennen, denn sonst müsste man zu viel Ansichten der Modelle von verschiedenen Seiten hergeben, was aber kaum ausführbar ist.

Die mediane Leiste ist bis zum Kehlkopfseingang hin zu verfolgen. Dieser liegt, wie erwähnt, in einer Richtung mit dem Verlaufe der Längsachse des Unterkiefers und der Zunge, liegt aber so dicht hinter der Zunge, dass man, wie die Vergleichung mit früheren Stadien ergiebt, in denen sich dieser Vorgang schon

vorbereitete, weiterhin ein beträchtliches Vorrücken dieses Organes in oraler Richtung annehmen muss. (cf. Tafelfigur 20—24.)

Da wir in der Mittellinie eine Grenze des Körpers des Tuberculum impar noch angedeutet fanden, haben wir natürlich nachzusehen, ob eine solche sich auch in den lateralen Teilen findet. Dies ist aber nicht mehr der Fall; die seitlichen Zungenränder zeigen von vorn bis zu ihrem laryngealen Ende keine abgrenzbaren Bezirke mehr, höchstens darin, dass eine Verbreiterung des hinteren Endes gegen das mittlere Gebiet wohl zu bemerken ist. Diese gehört allerdings mit einiger Wahrscheinlichkeit dem Tuberculum impar, oder dem Orte, wo es sich in Beziehung mit den zweiten Schlundbogen gesetzt hat, an; davon nachher noch einiges.

Die seitlichen Zungenwülste hatten wir als Derivate der ersten Schlundbogen kennen gelernt. Wir fragen nun, wo sind die zweiten und folgenden Bogen zu erkennen? Zu dem Zweck haben wir zunächst natürlich nach der ersten Schlundtasche zu suchen. Diese ist am oralen Rande der eben erwähnten hinteren Verbreiterung der Zunge zu erkennen, denn dort befindet sich noch eine deutliche Vertiefung (cf. Tafelfigur 24 I.), die nach vorn in die Rinne ausläuft, die die seitliche Begrenzung der Zunge angiebt. Wie die Tafelfigur 24 weiter lehrt, liegt nach hinten von dieser Furche eine kleine Wulstung, vermittels der die Zunge mit der seitlichen Rachenwand in Verbindung steht. Diese kleine Wulstung ist nach hinten durch eine kleine Rinne begrenzt, auf die wieder eine Wulstung folgt, die zur Grenze zwischen Kehlkopf und Zunge geht. Es liegt nahe, die Wulstung hinter der ersten Schlundtasche als zweiten, die von ihr durch die kleine Rinne getrennte Wulstung als dritten Schlundbogen aufzufassen. Dem entspricht aber nicht das Verhalten der hier wohl ausgebildeten Knorpel. In dem hinter der ersten Schlundtasche gelegenen Wulste liegt nicht der zweite Visceralknorpel, sondern dieser liegt in dem letzten

Wulste, der zur Grenze zwischen Zunge und Kehlkopf hinführt. Wenn man an diesen Umstand anlehnend behaupten wollte: weil unter diesem Wulst der zweite Schlundbogenknorpel liegt, muss er auch der zweite Schlundbogen sein, so würde man zweifellos einen grossen Fehler begehen, denn es ist leicht an der Hand verschiedener Rekonstruktionen (cf. auch Textfiguren 52 a—d) nachzuweisen, dass in dieser Zeit der Zungenentwickelung eine beträchtliche Verschiebung oralwärts beginnt, die die Teile der Zunge selbst über jene Knorpelspangen hinausschiebt. Auf diesen wichtigen Vorgang können wir erst später im Zusammenhang eingehen; hier sei eben nur das erwähnt, dass es durchaus unmöglich ist die Lage der Knorpel zu den Gebilden des Mundbodens in der Weise in Beziehung zu bringen, dass man sagt, die über einem der Zahl nach bestimmten Knorpel liegenden Bildungen gehören dem Schlundbogen derselben Zahl an. Wir können in dem Falle nur das eine sagen, dass jene zur Seite der Zunge befindlichen Wülste wohl dem zweiten resp. dritten Bogen angehören können, wenn auch die Lage der Knorpel dagegen zu sprechen scheint[1]). Allerdings sind dann diese Bogen ganz ausserordentlich schmal und klein geworden, was aber nicht auffallen darf, da es ja feststeht, dass sie im Laufe der Entwickelung allmählich immer weiter aufgebraucht werden. Ehe wir aber auf die Abkömmlinge der einzelnen Bogen eingehen, haben wir die vorliegenden Bildungen erst genau weiter zu beschreiben.

Auch im aboralen Abschnitt ist die Zunge sehr deutlich durch die vom Dorsum linguae abfallenden Seitenränder von dem übrigen Mundboden und von der eben beschriebenen Gegend geschieden. Die im Stadium XII sich dort anbahnende

---

[1]) Ähnlich wie mit den Knorpeln verhält es sich auch mit den Nerven, die sich ebenfalls in einem so späten Stadium nicht mehr zur genauen Lokalisierung der Schlundbogengebiete eignen. Davon später noch mehr.

Grenze ist also vollständig geworden. An der Seite der Zunge, die nach dem Kehlkopf hinsieht, ist auch ein Abfall von dem im ganzen planen Dorsum her zum genannten Organ vorhanden, der aber nicht so steil ist, wie an den schon beschriebenen Seitenrändern. Dieser hintere Abhang zeigt ausser der schon erwähnten medianen Leiste, die sich bis zum Larynx hin fortsetzt, eine neben ihr auf jeder Seite sagittal verlaufende niedrige Leiste. Von dem lateralen Rande dieser hinteren Zungenfläche, der da liegt, wo sie mit den seitlichen Zungenflächen zusammenstösst, ist die eben erwähnte Leiste durch eine Furche abgegrenzt, sodass diese lateralen Ränder auch wieder nach hinten leistenförmig hervorragen, und man diese Leisten als Randleisten bezeichnen könnte. Die Verlaufsrichtung der Ränder divergiert etwas gegen den Boden der Mundhöhle zu, und ist also nicht parallel der Richtung der soeben genannten Leisten. So zeigt dieses Stadium an dieser hinteren Zungenfläche im ganzen fünf Leisten, die auf der Tafelfigur 24 dargestellt sind.

Aboral von der nun vollständig beschriebenen Zunge liegt der sich stark in die Rachenhöhle vorwölbende Larynx. Sein Eingang schaut als kleines rundliches Loch fast genau dorsalwärts. Er liegt dicht hinter der Zunge, von ihr nur durch ein kleines rundliches Höckerchen getrennt, zu dem, wie das auch die Abildung gut wiedergiebt, von der seitlichen Rachenwand her zwei schmale Falten herantreten. An diesem medianen Höckerchen endet oral die mediane Leiste der Zunge, die sich dort zugleich etwas verbreitert. Dieses Höckerchen sieht so wie eine kleine rudimentäre Epiglottis aus, deren seitliche Falten den Aditus laryngis zu umgreifen scheinen, an die die Zungenleiste als eine Art Frenulum epiglottidis herantritt. Jedoch will ich diesen Vergleich nicht zu weit ausspinnen, was mir im Hinblick darauf, dass ich nichts absolut Sicheres über die Entstehung und über das konstante Auftreten dieser Bildung sagen kann, auch zu gewagt erscheint. Dass das Höckerchen ein Teil

der ursprünglich zwischen die Arytänoidwülste verlaufenden medianen Leiste ist, scheint mir sicher zu sein; ob die seitlichen Falten jedoch reduzierte Schlundbogen (vierte?) sind, ist äusserst zweifelhaft. Diese Formationen bilden sich im Verlaufe der weiteren Entwickelung fast vollständig zurück. Die ganze Kehlkopfgegend ist nun durch eine tiefe Furche von der Zunge definitiv getrennt.

Wir haben noch die äusserst wichtige Frage zu beantworten: welche der im Stadium XII beschriebenen Schlundbogen oder sonstige Bildungen sind in den hinteren Abschnitt der Zunge mit hineinbezogen. Wie das Tuberculum impar mit seiner vorderen langausgezogenen Spitze verwendet wurde, ist eben schon ausführlich dargelegt worden. Der hintere Hauptteil dieses Tuberculum und seine seitlichen Fortsätze werden sicher ebenfalls für die Zungenbildung verwendet, und zwar reichen diese letzteren sicher bis an ihren lateralen Rand und enden dort nicht weit oral von der beschriebenen hinteren Randleiste der Zunge. Eine sichere Abgrenzung ist aber nicht zu geben, da auch die histologischen Bilder jener Gegend keine präzisere Differenzierung erlauben wegen der von verschiedenen Seiten hineinwachsenden Knorpel, Muskeln und Nerven. Ferner erscheint es mir zweifellos, dass die im Stadium XII durch die dort beschriebene Falte abgegrenzten Teile der zweiten und dritten Schlundbogen mit für den Aufbau der Zunge verwendet werden, jedoch ist auch hier eine scharfe Begrenzung der einzelnen Bildungen unmöglich, zumal da ja auch im Stadium XII an den medial von jener Falte liegenden Schlundbogengebieten eine Art Planierung der Oberfläche begann, durch die die Schlundtaschen und somit eine sichere äussere Abgrenzung der einzelnen Bogen illusorisch wird. Dass jene an der hinteren Zungenfläche liegenden Leisten, die lateral von der medianen Leiste zu sehen waren, mit dem Oberflächenrelief der beiden hier verwendeten Schlundbogen, woran

man wohl denken könnte, in Zusammenhang gebracht werden dürfen, sodass die Randleiste dem zweiten, die mediale Leiste dem dritten Bogen gehören, ist wohl mit Sicherheit auszuschliessen, zumal wenn man die eben erwähnte Planierung dieser Gegend bedenkt, die schon im Stadium XII begann. Ob diese Leisten nur Faltenbildungen sind, die vorübergehende Bedeutung haben, etwa bedingt durch Wachstumsverhältnisse im Innern der Zunge kann ich nicht mit Gewissheit entscheiden. Mit Abdrücken von Reliefbildungen am Dache der Rachenhöhle, woran man wohl auch denken könnte, hängen sie nicht zusammen. Sie haben für die weitere Formgestaltung der Zunge keine Bedeutung, denn sie verschwinden recht bald vollständig.

Die im vorigen Stadium bestehende Verklebung des Ösophagus ist noch vorhanden.

Die wesentlichsten Teile der Zunge sind nun angelegt und ihrer Herkunft nach sichergestellt; immerhin bestehen noch beträchtliche Unterschiede mit dem ausgebildeten Zustand. Deshalb wurde noch eine Rekonstruktion bei 60facher Vergrösserung von einem älteren Embryo (Stadium XIV) angefertigt, die in Tafelfigur 25 abgebildet ist.

In diesem Stadium hat die Zunge eine ähnliche Form wie im eben beschriebenen. An der Zunge sind nun zwei deutliche Spitzen vorhanden, die durch weiteres Vorwachsen der freien vorderen Enden der seitlichen Zungenwülste entstanden sind.

Das vorhin noch deutliche Frenulum, das wir aus der medianen Leiste entstehen sahen, liegt als ganz kurzes Gebilde nur auf der Unterseite der Zunge. Ähnlich wie nach vorn die Zungenwülste über die mediane Leiste hinausgewachsen sind, so sind sie es auch auf dem Dorsum linguae, wenigstens in dem bei weitem grössten Teile der Zunge. So kommt es, dass an Stelle einer medianen Leiste eine mediane Rinne zwischen den beiden Zungenwülsten zu sehen ist. Nur im hinteren Teil hat sich die mediane Leiste erhalten und zieht

in bekannter Weise zu dem Kehlkopf hin. Die Rinnen, oder tiefen Furchen, die die Seitenteile der Zunge gegen die lateralen Gegenden des Mundboden abgrenzen, sind tiefer geworden.

Mit dem erwähnten Vorwachsen der Zunge hängt natürlich zusammen, dass der ganze Unterkiefer länger und zugleich spitzer geworden ist. Die Spitze ist dadurch zustande gekommen, dass namentlich die vordersten Teile stark gewachsen sind, was sich auch in der Gestaltung der Zunge selbst deutlich ausspricht.

Jetzt ist es nun kaum mehr möglich, das Gebiet des Tuberculum impar irgendwie sicher abzugrenzen, es müsste denn sein, dass man in dem hinteren Teil der Zunge, dort wo die mediane Leiste noch sichtbar ist, jenes Gebiet wieder erkennt; zwingende Gründe sind dafür aber nicht vorhanden. Ebensowenig sind jetzt noch erkennbare Schlundbogen am hinteren Teil der Zunge und an den seitlichen Rachenwänden zu sehen.

Am laryngealen Rande der Zunge tritt lateral je eine Spitze deutlich hervor, die sich an der Stelle befindet, wo im vorigen Stadium, das die Hinterseite der Zunge fast rechteckig gestaltet zeigte, die langen Seitenflächen mit der queren Hinterwand zusammenstiessen; dadurch ist die für die Eidechsenzunge so ungemein charakteristische Form, mit den nach hinten divergierenden Zipfeln eingeleitet. Nach dem, was beim vorigen Stadium angegeben war, darf man wohl in diesen Zipfeln noch Gebiete der zweiten oder dritten Schlundbogen vermuten.

Der Kehlkopf berührt jetzt nicht nur den hinteren Rand der Zunge, sondern hat sich zwischen die hinteren Zipfel der Organe zwischengeschoben. Das Höckerchen am lingualen Rande des Larynx ist ebenso wie die von ihm ausgehenden Falten verschwunden. Die Verklebung des Ösophagus ist in der Medianlinie teilweise noch erhalten.

Obgleich nun die Zunge des eben bezeichneten Tieres sehr ähnlich der des erwachsenen ist, so habe ich doch noch, um Klar-

heit über die unter der Zunge liegenden Bildungen zu erhalten, eine Rekonstruktion von einem fast ausgebildeten Tier (Stadium XV) gemacht, die in Tafelfigur 27 abgebildet ist. Über diese Bildungen, die mir doch von Interesse zu sein scheinen, habe ich in der Litteratur sehr wenig Angaben gefunden, weswegen ich doch noch auf sie, auch beim erwachsenen Tiere, eingehen muss.

Zunächst will ich die Rekonstruktion beschreiben. Die Zunge hat, von dorsal her gesehen, durchaus die Gestalt wie beim erwachsenen Tiere. Vorn sind die beiden Zipfel deutlich ausgebildet, die auch in der letzten Rekonstruktion schon zu erkennen waren. Diese beiden Zipfel und ein hinter ihnen liegendes beträchtliches Stück des vorderen Teiles der Zunge ragen frei nach vorn hervor. Dieses freie Ende der Zunge ist annähernd so gross, wie beim erwachsenen Tier. Es ist in seinem unpaaren Abschnitt deutlich rinnenförmig, ebenso wie noch ein kleiner Bezirk des festgewachsenen Teiles der Zunge.

Den Rand der Rinne bildet der Rand der Zunge, der fast zugeschärft erscheint. Der darauf folgende Abschnitt der Zunge zeigt keine Rinne, sondern ist im Gegenteil schwach in frontaler Richtung gewölbt. Die hinteren beiden Zipfel der Zunge ragen jetzt als abgerundete Gebilde nach hinten stark hervor und umfassen den Kehlkopfseingang, wie beim erwachsenen Tier. Der Zungengrund, soweit er unpaar ist, zeigt wieder eine leichte Rinne, die aber flacher ist, als die im vorderen Teil beschriebene[1]).

Zwischen dem hinteren Ende der Zunge und dem Kehlkopf ist nur ein schmaler Spalt, in dem keine Reste der Copula (der medianen Leiste) mehr zu sehen sind. Der Kehlkopf ist

1) Die vorderen und hinteren dorsalen Rinnen der Zunge sind auch in der Tafelfigur, die eine Seitenansicht der Rekonstruktion giebt, wohl zu erkennen.

also noch näher an den hinteren Zungenrand herangerückt, als bei dem zuletzt beschriebenen Stadium. Auch in diesem Punkte ist die Ähnlichkeit dieses Embryo mit dem Zustande des erwachsenen Tieres vollkommen.

Betrachten wir nun die Unterseite der Zunge, so ist an ihrem vollständig freien Teil, soweit er unpaar ist, dort, wo die untere Fläche mit dem Seitenrande der Zunge zusammenstösst, eine seichte Furche zu bemerken, die der Längsachse der Zunge parallel verläuft und auch auf den angewachsenen Teil der Zunge hin zu verfolgen ist; dort wird sie namentlich im hinteren Drittel der Zunge sehr deutlich und tief.

Nimmt man nun den freien Teil der Zunge in die Höhe, so sieht man unter ihm eine bemerkenswerte Bildung. Der fest gewachsene Teil der Zunge ist durch je eine nach der Mittellinie hin ventralwärts konvergierende Furche von den seitlichen Teilen des Mundbodens abgegrenzt; dadurch ist also die ventrale Fläche der Zunge viel schmaler als das Dorsum. Diese Falten hören nun nicht, wie man vermuten sollte, unter dem freien Teil der Zunge auf, sondern sind noch ein beträchtliches Stück nach vorn hin zu verfolgen; sie verlaufen oralwärts und ventralwärts konvergierend, und hören, dicht neben der Mittellinie liegend, ein beträchtliches Stück von der Spitze des Unterkiefers entfernt auf (cf. Tafelfigur 27).

So wird unter dem freien Teil der Zunge ein nach vorn spitz in dem Mundboden verlaufendes Gebilde abgetrennt, das nach hinten in den Körper der Zunge übergeht, da dieselbe Furche, die jederseits den festgewachsenen Teil der Zunge abgrenzt, auch diesen vorderen Abschnitt, der unter der Zungenspitze liegt, von dem übrigen Mundboden trennt. Aboralwärts hört am festgewachsenen Teil der Zunge die eigenartige Bildung nicht vollkommen auf, sondern ist in die untere Fläche der Zunge hin zu verfolgen, wo sie durch eine mehr oder weniger gut entwickelte Furche vom Körper der Zunge abgeschieden

ist. Die Tafelfigur zeigt diese unter der Zunge liegende Formation recht gut, sowie auch, da sie eine Seitenansicht der Rekonstruktion giebt, den ganzen Verlauf der eben beschriebenen Furche an der seitlichen Unterfläche der Zunge; im hintersten Teile der Zunge ist sie nicht mehr vom Zungenkörper abzugrenzen. Die Textfigur 47 zeigt einen Querschnitt dieses Organes im Gebiet des vorderen freien Teiles der Zunge; Textfigur 50 und 51 zeigt je einen Querschnitt durch den hinteren festgewachsenen Körper der Zunge und lässt deutlich die eben beschriebene Furche am unteren Umfang des Seitenrandes der Zunge erkennen. Diese drei Textfiguren sind von dem Embryo, dessen Zunge in Tafelfigur 27 (Stadium XV) abgebildet ist. Textfigur 46 ist ein Querschnitt der Zunge des erwachsenen Tieres in ähnlicher Gegend angelegt, wie der des Embryo von Textfigur 51.

Zweifellos ist in diesem Gebilde das vorher beschriebene Frenulum linguae enthalten, das man sich auch durch Aufheben und Anziehen der Zungenspitze sichtbar machen kann. Aber so weit ich mich an meinem, in diesen älteren Stadien nicht ganz lückenlosen Material, unterrichten konnte, werden auch Teile des Mundbodens, oder richtiger gesagt des Mundbodens und der Zunge (denn, da die Zunge, wie wir gesehen haben, sich aus bestimmten Teilen des Mundbodens entwickelt, ist ursprünglich keine Trennung dieser beiden Abschnitte vorhanden) zu seiner Bildung verwendet; nach hinten geht es ja auch direkt in den Seitenrand der Zunge über.

Man kann sich die Entstehung dieser Bildung ungefähr folgendermassen vorstellen: Zunächst bilden sich in einem Stadium, in dem die Zunge noch platt dem ganzen Mundboden aufliegt, die beiden tief einschneidenden Furchen aus, die die Seitenränder der *ganzen* Zungenanlage scharf von den lateralen Gebieten des Mundbodens trennen. Dann beginnt das Verwachsen der Zungenspitzen, das aber wohl nicht genügt, um

die Zunge vorn so frei werden zu lassen, wie es nötig ist; der unpaare vordere Teil der Zunge wird auch noch frei und zwar geschieht das wohl durch eine oral-aboralwärts unter der Zunge parallel mit dem Dorsum linguae nach hinten vorwachsende Einbuchtung, die ein gewisses Stück weit Teile der Zunge vom Mundboden trennt, die früher unter dem festgewachsenen vorderen Abschnitt der Zunge lagen. Natürlich kann man mit demselben Rechte sagen: durch diesen Prozess werden Teile des Mundbodens von der Zunge abgetrennt, denn eine Grenze zwischen dem unter der Zunge liegenden Teil des Mundbodens und der Zunge selbst giebt es zu jener frühen Zeit nicht. Selbstverständlich werden die Furchen, die die Seitenränder der festgewachsenen Zunge vom seitlichen Mundboden trennten, nun den unter der freien Zunge liegenden Mundbodenabschnitt auch lateral von den übrigen Gegenden des Bodens abtrennen. So entsteht unter der Zunge ein seitlich scharf abgegrenzter medianer Bezirk, der nach hinten in den festgewachsenen Teil der Zunge übergeht, an dem die Abgrenzung vom Körper nur unvollkommen und nur seitlich an ihren Rändern durch jene vorher beschriebene Furchen vor sich gegangen ist. Diese Erklärung giebt vollständigen Aufschluss über die Entstehung der merkwürdigen Bildung, bei der natürlich neben dem eben geschilderten Vorgang auch noch Wachstumsvorgänge mitspielen, die man aber kaum Schritt für Schritt wird verfolgen können, ebensowenig, wie die im erwähnten Faltenbildungsprozess.

Beim erwachsenen Tier ist die in Rede stehende Formation nicht in demselben Masse ausgebildet; prinzipiell dieselbe Bildung ist vorhanden, aber sie ist nicht gleich mächtig entwickelt, woraus man vielleicht schliessen kann, dass man es hier mit einem reduzierten Organ zu thun hat. Am besten kann man es beim ausgewachsenen Tier beobachten, wenn man die Zungenspitze mit der Pincette aufhebt und nach vorn und oben

zieht. Dabei werden die Seitenränder der Bildung stark angezogen und zwischen ihnen entsteht dann eine sehr deutliche mediane Rinne, die im Ruhezustand nicht so ausgebildet ist. Meiner Ansicht nach hängt diese Bildung nun mit der Scheidenbildung, die wir an der Zunge verschiedener Saurier finden, zusammen und man kann sie wohl als vorderes Ende einer rudimentären Scheide der Eidechsenzunge bezeichnen.

Bei Anguis fragilis habe ich auch geradezu beobachten können, dass die kontrahierte, d. h. zurückgezogene Zunge auf der Unterseite in diese Bildung des Mundbodens eingeschoben ist. Den Lacertiden fehlt die Zungenscheide nicht vollständig, wie gewöhnlich angegeben wird, sondern sie ist nur rudimentär entwickelt.

Hierher gehören zweifellos auch die sehr interessanten Bildungen z. B., die Prinz Ludwig Ferdinand von Bayern (84) bei Phrynosoma cornutum beschrieben hat.

An zwei Exemplaren dieser Species aus der Sammlung des hiesigen zoologischen Instituts, deren Ansicht mir Herr Geheimrat Professor Ehlers freundlichst gestattet hat, konnte ich am geöffneten Maule des Tieres die Verhältnisse der Zunge untersuchen. Zu beiden Seiten der Zunge liegen zwei Wülste, die hinten mit dem Grunde der Zunge zusammenhängen und mit ihr fast den ganzen Boden der Mundhöhle ausfüllen. Nach vorn spitzen sich diese Wülste schmaler werdend zu und verlieren sich im Mundboden neben dem Frenulum linguae. Ganz ähnlich so schildert auch Prinz Ludwig Ferdinand diese Zunge und die von ihm als Nebenzungen bezeichneten Wülste.

„Dieselben sind an der Zungenwurzel mit der mittleren Hauptzunge innig verbunden, trennen sich aber weiter vorn an der Zunge in der Weise, dass drei selbständige Abteilungen entstehen, welche nur in der Tiefe einen Zusammenhang haben.“ Seine Abbildungen beweisen deutlich, dass diese „Nebenzungen“

nichts weiter sind als jene von mir geschilderten Scheidenteile, die bei diesem Saurier sich weiter nach hinten von der Zunge emanzipiert haben und als scheinbar selbständige Bildungen mächtig hervorragen. Vorn vereinigen sich die Nebenzungen unter dem freien Teil der Zunge zu einem unpaaren medianen Gebilde, das im Querschnitt fast genau dieselbe Gestalt aufweist wie meine Textfigur 47 (cf. Ludwig Ferdinand, Tafel 17, Figur 5). Bei Phrynosoma sind diese Nebenzungen als Teile der Zunge noch dadurch charakterisiert, dass sie in den Gebieten lateral von der eigentlichen Zunge Papillen und Drüsen tragen, genau wie diese selbst[1]. Die Entwickelung der Zunge von Phrynosoma würde, davon bin ich fest überzeugt, zunächst ganz ähnlich dem Gange sein, den die Zunge von Lacerta einschlägt; später würden dann diese Nebenzungen als in gewissem Sinne selbständig gewordene Teile der Zungenanlage genau in derselben Weise sich von dieser abgliedern, wie die so rudimentäre Scheide von Lacerta muralis. Auf die übrigen Scheidenbildungen, die bei Reptilien vorkommen, hier näher einzugehen, ist mir leider wegen Materialmangel versagt.

Bei der Besprechung der Muskulatur, die auch bei Lacerta Beziehungen zu der Scheide hat, wie in natürlich äusserst verstärktem Masse bei Phrynosoma, werden wir auf diese interessante Gebilde noch einmal zurückkommen.

So haben wir die Entstehung der äusseren Form der Eidechsenzunge in ziemlich lückenloser Reihe verfolgen können.

[1]) Besonders interessant erschien mir bei der Betrachtung des Bildes des Mundhöhlenbodens dieses Tieres, dass der Wulst, der am hinteren Zungenrande sich lateral aus den beiden „Nebenzungen“, median aus der eigentlichen Zunge zusammensetzt, noch weiter aboral zu verfolgen ist, indem sich die lateral von den „Nebenzungen“ liegenden Furchen noch ein beträchtliches Stück bis über die Höhe des Aditus laryngis hinaus nach hinten verfolgen lassen. So sieht es aus, als wenn Zunge und Kehlkopf auf einem breiten Wulst des Mundbodens aufsitzen, der nach vorn unter der Zungenspitze aufhört. Dies erinnert ausserordentlich an jene sublinguale Wulstbildung, die wir bei Pelobates z. B. fanden, die auch noch weit aboral von der Zunge zu verfolgen war.

Leider stand mir von übrigen Reptilien nicht genügend Material zur Verfügung, dass ich Vergleiche anstellen könnte.

Nur von Anguis fragilis, die, zur Gruppe der Brevilinguia gehörig, einen etwas anderen Typus der Zunge zeigt, standen mir einige Embryonen zur Verfügung. Eine Rekonstruktion ist in Tafelfigur 28 abgebildet, diese, wie andere Stichproben, die gemacht wurden, zeigen, dass die Entwickelung der Zunge offenbar in ganz ähnlicher Weise verläuft, wie bei Lacerta.

Das abgebildete Stadium ähnelt so sehr dem von Lacerta beschriebenen, dass ich hier von einer Beschreibung absehen kann. Einige Bemerkungen enthält die Erklärung der Figuren.

Litteratur.

Die Litteratur über die Entwickelung der Eidechsenzunge ist ausserordentlich dürftig. In allerneuster Zeit hat Bayer (99) eine Schilderung dieser Verhältnisse gegeben, aber auch diese sind sehr mangelhaft, wenigstens nach dem im morphologischen Jahrbuch mitgeteilten Auszug seiner ausführlichen Arbeit. Ich will die kurzen Bemerkungen im Originaltext wiedergeben. „Die Grundlage der Zunge bilden ihre von einer Schleimhaut überzogenen Muskeln. Aber zur Zeit, wo sich die Zunge zu bilden beginnt, sind die Elemente ihrer beiden Hauptmuskeln von dem künftigen Dorsum linguae noch ziemlich entfernt.“ Der erste Teil des Satzes ist in der Fassung durchaus unrichtig, denn die ersten Formverhältnisse des Mundbodens, aus denen sich die Zunge entwickelt, haben mit Muskelanlagen gar nichts zu thun.

„Die erste Spur dieses Dorsum linguae ist in dem Stadium, wo der Zellenstrang van Bemmelens in die Unterkiefergegend schon eingedrungen ist, nur unterhalb der medianen Rinne zwischen den beiden Hälften des ersten Kiemenbogens zu suchen, wo z. B. bei zweitägigen Embryonen (nach der Eiablage) das Epithel stets mächtiger zu sein pflegt. Diese elementare„ Zunge“

fand ich einmal nur in sieben Querschnitten einer und derselben Serie. Aber schon etwa nach einem Tage hat das künftige Dorsum linguae die Form eines Längswulstes, am sechsten Tage nach der Eiablage ist dieser Längswulst durch eine mediane Rinne in zwei parallele Wülste geteilt, noch später (etwa am achten Tage) sehen wir auf der Oberfläche der Zunge drei Längswülste und zwei Furchen. Seit dieser Zeit ist die Zunge auch schärfer vom Mundhöhlenboden abgegrenzt. Nur die vordere Spitze der Zunge ist zu dieser Zeit noch immer einfach, ungeteilt und dazu am Mundhöhlenboden fest angewachsen. Erst bei neuntägigen Embryonen fand ich statt der unpaaren Spitze der Zunge zwei kleinwinzige Auswüchse — die künftigen Spitzen der gabelförmig geteilten Eidechsenzunge. Ihr ferneres, ziemlich rasches Wachstum (nach vorn) erklären uns zahlreiche im Gewebe der Spitzen eingebettete Blutgefässe. Unser Bild zeigt deutlich, dass diese beiden Spitzen nicht aus einer paarigen Anlage hervorwachsen (Leydig); die allererste Anlage der Zunge ist freilich paarig, aber das hat mit den künftigen Spitzen derselben gar nichts zu thun.“ Von dem zuletzt beschriebenen „Stadium ist es schon zur fertigen Zunge nicht weit; es erscheinen auch hinten die beiden lateralen Zipfel und die Zunge hat also ziemlich bald — ich fand es schon am achzehnten Tage — ihre bekannte äussere Form. Ihre Oberfläche ist nicht nur gerunzelt, sondern auch immer im ganzen ausgehöhlt. In ihren hinteren Partien ist die Zunge niedriger als breit, nach vorn hin verhältnismässig etwas höher; das Frenulum linguae wird schmäler und schmäler, bis endlich (an Querschnitten) oberhalb derselben der freie Vorderteil der Zunge gelagert ist. In jüngeren Stadien (z. B. bei neuntägigen Embryonen) reicht das Frenulum linguae knapp bis zu den beiden Vorderspitzen der Zunge.“

Obgleich ich zugeben muss, dass mir manches an dieser Darstellung unklar geblieben ist und auch durch die Abbildungen nicht klarer geworden ist, glaube ich nach dem, was ich ver-

standen habe, doch sagen zu können, dass Bayer sehr wesentliche Punkte der Zungenentwickelung übersehen und falsch verstanden hat. Ich glaube nicht, dass es nötig ist, auf Einzelheiten seiner Arbeit näher einzugehen, ich darf wohl auf meine Schilderungen, eventuell auf die am Schlusse gegebene Zusammenfassung verweisen. Auch meine Darstellung der Eidechsenzunge, halte ich nicht für widerlegt durch die eigenartigen Angaben des Verfassers. Soweit ich sehen kann, hat Bayer nicht nach Rekonstruktionen gearbeitet, sondern nur nach Schnitten und wohl nach makroskopischen Präparaten des Mundbodens älterer Embryonen. Natürlich können derartige Präparate die Rekonstruktionen teilweise ersetzen, aber bei jüngeren Embryonen ist eben ohne Rekonstruktionen gar nicht auszukommen; nur diese zeigen uns die Entstehung der Zunge in allen ihren Teilen. Aus der Betrachtung der Schnitte allein ist ein völliges Verständnis der Formen bei diesen komplizierten Verhältnissen absolut unmöglich. Zudem halte ich es für unbedingt erforderlich, dass die gesamte Kiemenregion in Betracht zu ziehen ist, denn wenn eine Abgrenzung der Zunge zu erkennen ist, dann ist es viel zu spät sagen zu können, welche Bezirke Material für dies Organ geliefert haben.

Entwickelung und Lage der Knorpelbildungen.

Auf die allererste Anlage der Knorpel ist hier nicht nötig einzugehen. In einem Stadium, das etwas jünger ist als Stadium XI, sind schon Knorpelanlagen deutlich zu erkennen, jedoch im Zusammenhang nicht so scharf abgrenzbar, dass eine gute Rekonstruktion davon gemacht werden könnte. Sehr früh ist in der Mittellinie, also in der Gegend der Copula eine verdickte Zellmasse zu erkennen, die als Anlage des dort später vorhandenen starken Knorpels zu deuten ist; soviel ich sehe, hat diese nur lockeren Zusammenhang mit den in den Schlund-

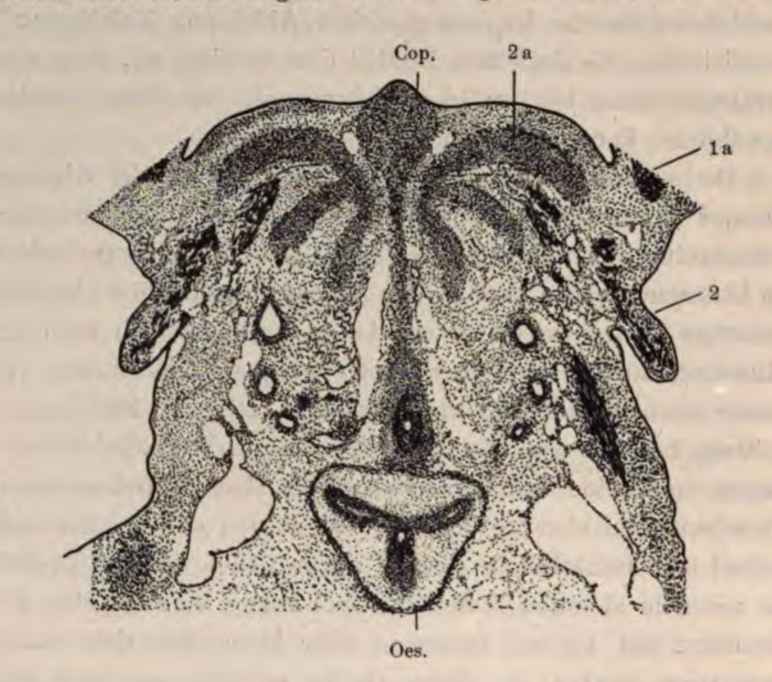
bogen selber auftretenden Zellenhaufen. Nach hinten erstreckt sich diese Copulaanlage bis an das Epithel der medianen Leiste, die im Gebiet der aboralen Schlundbogen, z. B. in Stadium IX, beschrieben und in der dazu gehörigen Abbildung (Tafelfigur 20) deutlich ist. Sie liegt dem Epithel dort so dicht an, dass eine deutliche Grenze bei der Schnittrichtung, die bei diesen Stadien gewählt ist, kaum zu sehen ist.

Recht gut abgrenzbar ist das Chondroblastem der Kiemenknorpel in Stadium XI, wo die wesentlichen Teile des Skelettes schon zu erkennen sind. Ausser der Knorpelanlage im Unterkieferbogen sind in den folgenden drei Bogen ebenfalls derartige Anlagen zu bemerken. Diese vereinigen sich nach der Mittellinie zu mit der vorher schon erwähnten Copulaanlage, die immer noch bis an die vorhin erwähnte Stelle des Mundbodenepithels heran reicht (Textfigur 42). In den fünften Schlundbogen sind keine deutlich erkennbaren Chondroblastemmassen zu sehen, wohl aber in den Arytänoidwülsten (sechsten Schlundbogen) sehr beträchtliche Mengen davon. Diese hängen zweifellos mit dem aboralen Ende der Copulaanlage kontinuierlich zusammen; auf sie soll fernerhin aber keine Rücksicht weiter genommen werden, da dieses Gebiet zu sehr ausserhalb des Bereiches der Arbeit liegt.

Von dem Stadium XI wurde eine Rekonstruktion der Knorpelanlagen der in Betracht kommenden Gegend gemacht (Tafelfigur 23). Immer noch ist keine Knorpelgrundsubstanz zu erkennen, aber die Abgrenzung des Chondroblastems ist recht scharf und deutlich, sodass die Umrisse gut gezeichnet werden konnten. Im ganzen sind die Formen der Anlagen durchaus ähnlich den früheren Stadien, sodass auf ihre Rekonstruktion wohl verzichtet werden konnte.

Die Tafelfigur 23 zeigt eine verkleinerte Abbildung der Rekonstruktion; fortgelassen sind die lateralen Teile des Skelettapparates, so z. B. seine Beziehungen zum Schädel u. a. m.

Die Meckelschen Knorpel sind als rundliche Stäbe, die vorn nicht zusammenhängen, zu sehen. Die Knorpel der zweiten, dritten und vierten Bogen haben das gemeinsame, dass sie in



Textfigur 41.

Frontalschnitt durch die Kiemengegend eines Embryo von Lacerta muralis (Stadium XII). Zur Veranschaulichung der Lage der Knorpelanlagen. Die obere schwarze Linie ist das durchschnittene Epithel der Oberfläche der Zungenanlage. Der mediane Höcker ist der Querschnitt der medianen Leiste ungefähr im Gebiet der zweiten Bogenpaare. 2 bezeichnet den Zipfel der aussen am Embryo sichtbaren zweiten Bogen. Unter der medianen Leiste liegt der mächtige Körper der Copula (Cop.) der ebenso, wie alle anderen Visceralskelettanlagen aus Chondroblastemgewebe besteht. Von diesem Körper geht ein feiner Strang verdichteten Gewebes, das sich nicht vom Chondroblastemgewebe unterscheidet, zum quer getroffenen Kehlkopfslumen. Zu beiden Seiten der Copula liegen die schräg (nicht genau längs) getroffenen Anlagen der zweiten, dritten und vierten Visceralknorpelpaare. Nur der zweite ist mit 2a bezeichnet. Oes. Querschnitt des Oesophagus, dessen Lumen teilweise verklebt ist. Sonst liegen in dem Gewebe Querschnitte von Arterien, Venen und Muskeln. Der Knorpel des ersten Bogens ist nur angeschnitten (1 a).

Vergrösserung ca. 1 : 70.

ihren medianen Teilen untereinander und mit der gleichzuschildernden Copula zusammenhängen. Der zweite Knorpel läuft zu diesem Vereinigungspunkte in einem, starken dorsalwärts konvexen Bogen, während die übrigen Knorpel nahezu gestreckt

verlaufen. Die vierten Knorpelpaare sind bei weitem die kürzesten und sind auf dem Bilde auch in ganzer Ausdehnung zu sehen, während die andern Paare abgeschnitten sind. Die Lage dieser drei letzten Knorpelpaare ist aus der Textfigur 41 zu ersehen.

Die Copula ist ein voluminöses Gebilde, das aus drei verschieden gestalteten Teilen besteht. Natürlich ist sie histologisch durchaus einheitlich und wird nur für die Beschreibung in diese Abschnitte zerlegt. Ihr hinterer, sehr dicker Teil, der als Körper bezeichnet werden mag, hat einen nahezu rundlichen Querschnitt. Seine Grössenverhältnisse sind in der Textfigur 41 deutlich zu sehen. Nach vorn von dem Körper erstreckt sich ein langer, immer dünner werdender Fortsatz, der in seinem ganzen Verlauf ebenso wie der Körper selbst in der medianen Leiste liegt, die bei der Beschreibung der äusseren Form dieses Stadiums erwähnt wurde. Das orale Ende des Fortsatzes liegt 0,5 mm von der äusseren Spitze des Unterkiefers entfernt. Wir haben es natürlich hier mit der Anlage des Processus entoglossus zu thun.

Ausserdem geht von dem Körper ventralwärts eine breite, längliche Platte hinab, die zum Ansatz der vorher genannten Bogenpaare dient. Da wo diese Bogen ansetzen, ist diese Platte nicht von ihnen geschieden; wir haben hier ein durchaus einheitliches Chondroblastemgewebe vor uns, das einzelne Gliederungen nicht erkennen lässt. Ventralwärts von den Bogen geht die Platte in zwei stumpfe Zipfel aus, die Muskeln zum Ansatz dienen.

Schliesslich besitzt die Copula noch einen dorsal von den Bogen gelegenen Fortsatz, der vorher schon beschrieben wurde, der bis an das Epithel der aboralen Kiemenregion reichte und dort mit den in den Arytänoidwülsten gelegenen Knorpelanlagen zusammenhängt (cf. Täfelfigur 23).

Die Textfigur 42 zeigt einen Medianschnitt der Copula von einem durchaus ähnlichen Stadium, an dem der Körper, der

Processus entoglossus, die Platte mit ihrem hier natürlich abgerundeten Ende und der Zusammenhang mit dem Kehlkopfeingang zu sehen ist. An der einen Zeichnung der Rekonstruktion ist das alles nicht so deutlich zu machen, man müsste die Rekonstruktion sonst von verschiedenen Seiten her zeichnen.

Es mag noch darauf hingewiesen werden, wie die Copula mit ihren anhängenden Bogenpaaren im Körper des Embryo



Textfigur 42.

Medianschnitt durch die Kiemengegend (Zungenanlage) von einem Embryo von Lacerta muralis (Stadium XII a) zur Veranschaulichung des Verhältnisses der medianen Partien der Copula des Visceralskelettes. Die Zunge ist vorn schon recht deutlich durch eine Falte abgegrenzt. Am Rücken der Zunge liegt der als verdichtetes Bindegewebe kenntliche Processus entoglossus (P. ent.), dicht unter dem Epithel. Er geht zum Kehlkopf zu in den hinteren Wulst des Körpers (corp.) der Copula über, von dem am Larynx entlang das verdichtete Bindegewebe weiter zieht. Als direkte Fortsetzung des Processus entoglossus nach unten hinten erscheint die Platte der Copula (cop.), an die die drei Knorpelpaare (2—4) ansetzen, die hier natürlich nicht im Schnitt getroffen sind. Vorn unter der Spitze der Zunge liegt der angeschnittene Unterkieferknorpel, von dem Fasern des Musculus genioglossus in die Zunge einstrahlen. Die an der unteren Peripherie des Schnittes liegenden quergetroffenen Bündel gehören dem Musculus mylohyoideus an. Der Aditus laryngis ist mit L. bezeichnet; ein Lumen ist nicht vollständig getroffen. Die dorsale Wand des Ösophagus (Oe.) ist als einfache schwarze Linie gezeichnet. Unter dieser liegt die verklebte Stelle dieses Organes.

orientiert ist. Betrachtet man die Rekonstruktion von der Seite her und stellt man die Knorpel des Unterkiefers horizontal, dann bildet der Processus entoglossus mit der Horizontalen einen oral offenen spitzen Winkel; das Ende des Processus liegt dabei etwas dorsal über der horizontalen Ebene; die Platte der Copula steht nahezu im rechten Winkel zu dem Verlauf des Processus entoglossus und ganz ähnlich so verlaufen auch die sich an die

Platte anlegenden Bogenpaare. Auch im Knorpelskelett ist also der beinahe rechtwinklige Knick zu bemerken, der vorhin bei der Besprechung der Entwickelung der äusseren Form der Zunge erwähnt wurde. Nachher ändert sich bekanntlich dieses Verhältnis, indem diese Gegend gestreckt wird, und an späteren Stadien sehen wir, wie ich im voraus bemerken will, die Bogenpaare mit dem Processus entoglossus und den Unterkieferknorpeln annähernd in einer Ebene liegen.

Die Änderungen, die das Schlundbogenskelett weiterhin durchzumachen hat, sind im grossen und ganzen recht geringförmig.

Im Stadium XIII ist schon Knorpelgrundsubstanz zu erkennen, die nun natürlich die Abgrenzung der Bildungen sehr erleichtert. Von diesem Stadium und von St. XIV wurde eine Rekonstruktion angefertigt; die letztere ist in der Tafelfigur 26 abgebildet.

Die Lage der Teile zu einander wurde soeben besprochen. Die Unterkiefer bilden mächtige Knorpelspangen, nach aussen und dorsalwärts etwas ausgeschweift. Die drei folgenden Bogenpaare haben ähnliche Form, wie sie das vorige Modell zeigte; in allen ist Knorpelsubstanz aufgetreten. Die zweiten Schlundbogenknorpel begeben sich in ähnlichem Bogen zur Copula, wie vorher. Ihr laterales Ende legt sich dorsal über das laterale Ende der dritten Knorpel. Die vierten Knorpel sind etwas länger als vorhin, laufen einander fast parallel, während die zweiten und dritten Paare lateralwärts stark divergieren. Die Copula lässt auch wieder einen Körper erkennen, der aber verhältnismässig nicht mehr so voluminös ist. Die vorher noch deutliche Platte ist verschwunden, oder ragt wenigstens nicht mehr über den Ansatz der Kiemenknorpel hinaus; an der Stelle, wo diese Knorpel ansetzen, ist nur noch eine Verbreiterung des Körpers der Copula zu erkennen.

Der Processus entoglossus ist länger geworden und ebenfalls hyalinknorplig. Seine Substanz hängt ohne Grenze kontinuierlich mit der Copula zusammen; ebenso verhalten sich die zweiten und vierten Bogen, während der dritte schon eine bindegewebige Grenzlage an seinem medialen Ende gegen die Copula zeigt. Es mag hier sogleich erwähnt werden, dass in dem ältesten untersuchten Stadium auch der zweite Bogen an jener Stelle die bindegewebige Grenzschicht zeigt, während der vierte kontinuierlich mit dem hinteren Ende der Copula zusammenhängt; damit sind dann Verhältnisse erreicht, die dauernd bestehen bleiben.

Forschen wir nun nach der mehrfach erwähnten Verbindung der Copula mit dem Knorpelgewebe des Kehlkopfeinganges, so ist solche vorhanden, aber nur noch gering. Von dem eben Grundsubstanz zeigenden Knorpel des Larynx zieht ein bindegewebiger, dünner Strang in der Mittellinie nach vorn, setzt sich aber nicht an dem hinteren Teil des Körpers der Copula an, sondern an der Grenze des hinteren und mittleren Drittels des Processus entoglossus. Daraus darf man wohl mit Recht schliessen, dass beim starken Vorwachsen der Zunge Teile des Körpers der Copula gleichsam nach vorn gezogen und so noch mit zum Processus entoglossus verwendet worden sind.

Der einander parallele Verlauf der vierten Bogen ist dadurch bedingt, dass diese lange Strecken hindurch an der Trachea entlang ziehen. Die kranialen Enden der Knorpelspangen wurden auch hier nicht weiter untersucht.

Damit sind im wesentlichen die Formen des Zungenbeinapparates des erwachsenen Tieres erreicht, wenn wir absehen von den plattenartigen Verbreiterungen, die sich am vorderen Ende der zweiten Bogen bilden und von der Verknöcherung, deren erstes Auftreten nicht beobachtet werden konnte. Es bestätigt sich also das anfangs gesagte, dass grosse Umgestaltungen des Hyobranchialapparates bei der Eidechse nicht zu bemerken sind und dass sie sich dadurch sehr wesentlich von den Amphibien

unterscheidet. Eine einfach gehaltene Abbildung von dem Apparat des erwachsenen Tieres findet sich in der Textfig. 52d.

Schliesslich sei auch hier schon auf die Lage des Processus entoglossus während der Entwickelung aufmerksam gemacht. Wir sahen, und die Textfigur 42 zeigt das auch deutlich, diesen Fortsatz zuerst dicht unter der Oberfläche der Zunge liegen, in einer äusserlich sogar sichtbaren Leiste, denn die mediane Leiste der Zungenanlage enthält ungefähr von Stadium X an diesen Fortsatz; wenn diese Leiste verschwindet, verändert auch der Fortsatz seine Lage. Bei Durchschnitten durch die Zunge älterer Embryonen sehen wir, dass er im hinteren Teil auch dann noch nahe der Oberfläche liegt, dass er aber im vorderen Teil immer mehr ventralwärts hinabgeht und schliesslich nahe an die Unterseite der Zunge kommt. Dies hängt mit den zum Teil schon angedeuteten Wachstumsverhältnissen der Zunge zusammen, auf die aber erst des näheren eingegangen werden kann, wenn wir auch die Muskulatur der Zunge kennen gelernt haben. Das vordere Ende des Processus entoglossus liegt, so weit ich mich überzeugen konnte, bei älteren Embryonen sowohl wie beim erwachsenen Tiere nur in dem angewachsenen Teil der Zunge, eine Angabe, die auch Oppel (1900) durchaus bestätigt fand.

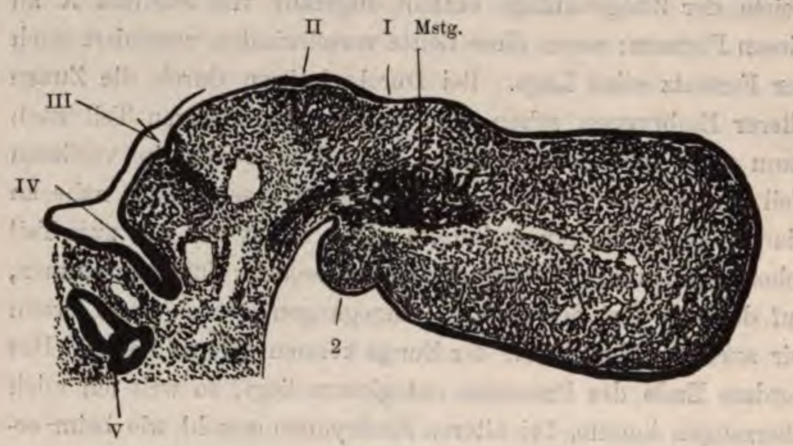
Ausbildung der Zungenmuskulatur.

Litteratur.

Über die Anlage und Ausbildung der Zungenmuskulatur der Eidechse liegen eine Reihe von vortrefflichen Untersuchungen vor (Hoffmann (86, 88), van Benneden (89), Mollier (95), Corning (99)). Die Entstehung des Zungenmuskelstranges, der zunächst einheitlichen Masse, aus der sich sämtliche Zungenmuskeln differenzieren, ist jüngst noch von Corning so eingehend beschrieben, dass ich es unterlasse, hier noch einmal

auf diese Verhältnisse von neuem einzugehen, zumal es meiner augenblicklichen Arbeit fern liegt, diese ersten Anlagen genauer zu behandeln.

Nach diesem Autor bildet sich die gesamte Hypoglossusmuskulatur aus den ventralen Fortsätzen der zweiten bis fünften Myotome. An diese zur Zungengegend hinziehenden Anlagen, die zu beiden Seiten der Medianlinie durch einen dünnen Streifen



Textfigur 43.

Sagittalschnitt durch die Kiemengegend eines Embryo von Lacerta muralis (Stadium XI a). Der Unterkieferbogen sieht nach rechts in der Abbildung, hinter ihm liegt an der unteren Seite der zweite Schlundbogen (2). Die übrigen Bogen sind teilweise angeschnitten, ebenso wie die betreffen Taschen (I, II, III, IV, V). Oberhalb des zweiten Bogens liegt im embryonalen Bindegewebe ein dichter Zellhaufen, der von hinten her in den Unterkieferbogen einstrahlt und dort verdickt endet. Dies ist der mit Mstg. bezeichnete van Bemmelensche Zungenmuskelstrang. Die an der dorsalen Oberfläche der Zunge, rechts von dem Verweisungsstrich des Muskelstranges liegende rundliche Erhabenheit ist ein Teil des lateralen Abschnittes des Tuberculum impar. Die dorsale Wand der Rachenhöhle ist nur teilweise durch einen einfachen schwarzen Strich angegeben.

Vergrösserung ca. 1:100.

von Bindegewebe von einander getrennt liegen, geht der Nervus hypoglossus heran, der ventral und lateral von ihnen liegt (cf. Textfigur 48).

Wir haben uns nun weiterhin mit den Schicksalen dieser in der Zungengegend ursprünglich einheitlichen Muskelanlage zu beschäftigen.

Die Lage der Zellmasse wird durch Textfigur 43 veranschaulicht.

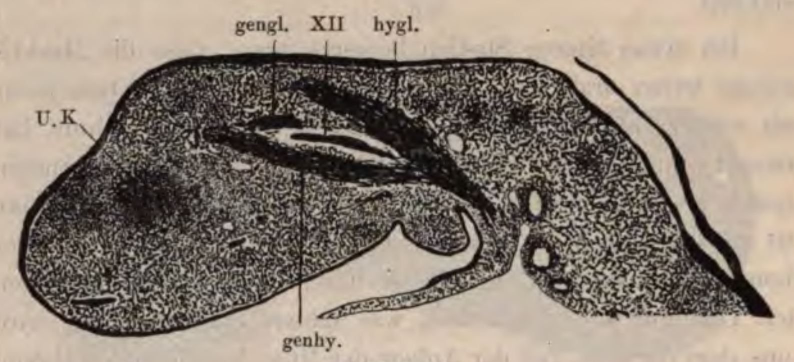
Sie zieht nur in den hinteren Teil der hier in Betracht kommenden Visceralbogengegend hinein, und hat die Richtung nach der Mundhöhle zu, nicht wie man erwarten sollte, nach dem vorderen, oralen Rande des ersten Bogens hin. Diese Anlage besteht aus einem ziemlich kompakten Gewebe, das gut gegen die Nachbarschaft abgegrenzt ist. Am leichtesten ist das Verhalten der Zellenmasse an Sagittalschnitten zu übersehen, die mir allerdings nicht von jedem Stadium zur Verfügung standen.

Bei etwas älteren Stadien bemerkt man, dass die Muskelanlage weiter oralwärts vorgewachsen ist und schon etwas mehr als vorher ventralwärts sich neigt. Am dorsalen Abschnitt hat eine Teilung stattgefunden, sodass aus einer aboral gemeinsamen Masse zwei Stränge nach vorn ziehen; der dorsal liegende ist zunächst noch der kürzere. Beide Stränge sind noch immer kompakte Zellmassen, die keine Auffaserung an den Enden zeigen (cf. Textfigur 43). Nach dem, was spätere Stadien zeigen, wird aus dem dorsalen Teil der Anlage der Musc. hyoglossus, während der ventrale Abschnitt, das Material für die Musc. geniohyoideus[1]) resp. cervicohyoideus und genioglossus enthält. Der Nervus hypoglossus findet sich nun zwischen diesen beiden Abteilungen, die eben geschildert worden sind, er ist also gegen früher nicht unwesentlich verschoben und von den Muskelanlagen förmlich umwachsen.

Wie die Textfigur 44 zeigt, hat kein Teil der Muskelanlagen irgend welche Beziehungen zum Knorpel des Unterkiefers, der in seiner Anlage deutlich zu erkennen ist; sie liegen noch immer dorsal von diesem Skelettstück. Während der weiteren Ausbildung der Muskeln wächst nun der als Hyoglossus bezeichnete Teil der Anlage mehr nach dem Dorsum linguae

[1]) Der Geniohyoideus ist nur der orale Teil dieser Muskelsprosse. Das Zungenbein trennt sie später in den Geniohyoideus und Cervicohyoideus.

hin, wo er als ziemlich kompakter Zellstrang nahe der Oberfläche der Zunge zu sehen ist. Der ventrale Abschnitt der Muskelanlage wächst dagegen ventralwärts hin und kommt so schliesslich in die Nähe der Anlage des Meckelschen Knorpels. Wie zu erwarten, setzt er sich aber nicht etwa an diesem Gebilde an, sondern endet in einiger Entfernung von ihm im Bindegewebe, das später die Knochenlamelle des Unterkiefers zu bilden bestimmt ist.



Textfigur 44.

Sagittalschnitt durch den Mundboden eines Embryo von Lacerta muralis (Stadium XIb) zur Demonstration der weiteren Entwickelungsvorgänge bei der Differenzierung der Zungenmuskelanlagen. Die seitlichen Zungenwülste sind vom Unterkieferbogen, in dem der Knorpelstab (U. K.) schon differenziert ist, durch eine Furche abgetrennt, die gerade dort sich befindet, wo in der Figur U. K. steht. Im hinteren Teil der Zungenanlage sind ebenfalls die Knorpelanlagen der Bogen 2 bis 4 zu erkennen. Die Muskelanlagen, die schon eine deutliche Streifung der Zellmassen zeigen, sind bezeichnet. Der Geniohyoideus (genhy.) und der Hyoglossus (hygl.) strahlen aus einer hinten (hier rechts) noch gemeinsamen Masse nach vorn. Zwischen beiden ist der Nervus hypoglossus (XII) längsgetroffen. Man beachte die Lage des Musculus geniohyoideus zum Unterkieferknorpel Am vorderen dorsalen Rande des Geniohyoideus ist die Anlage des von ihm abgespaltenen Musculus genioglossus mit gengl. bezeichnet Am hinteren Abhang des Mundbodens ist die dorsale Wand des Ösophagus mit einer einfachen schwarzen Linie (Epithel) angegeben. Am rechten Rande des Bildes ist ein Stück der Epithelverklebung des Ösophagus gezeichnet.

Vergrösserung ca. 1:80.

Zwischen den beiden Abschnitten der Muskelmassen liegt, wie erwähnt, der Nervus hypoglossus und embryonales Bindegewebe. Jedoch am oralen Ende der Geniohyoideusanlage befindet sich dorsal ein zunächst nur geringer Haufen von Zellen, die zweifellos auch Muskelbildungszellen sind. Sie bilden einen länglichen kurzen Strang von dichtgedrängten Zellen, deren Richtung, soweit solche überhaupt deutlich zu erkennen ist,

nicht dem Verlauf des Geniohyoideus parallel ist; vielmehr ziehen sie etwas schräg von dem oralen Ende dieser Muskelanlage nach hinten dorsalwärts hin.

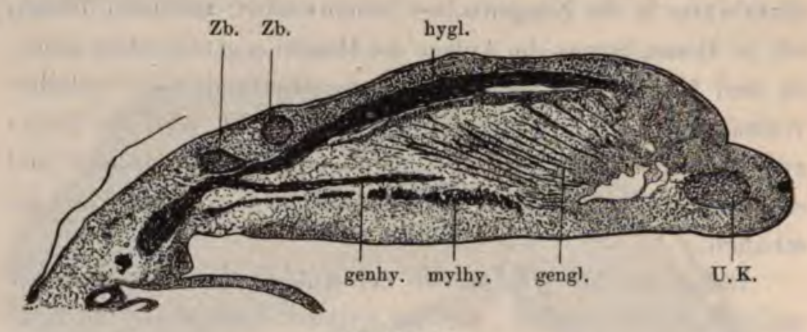
Soweit das natürlich nicht lückenlose Material erkennen lässt, haben wir es hier mit einem Spross der Muskelanlage des Geniohyoideus zu thun, der, wie mit Sicherheit anzunehmen ist, vom oralen Ende des Geniohyoideusstranges aboral und dorsalwärts in die Zungenanlage hineinwächst; natürlich müssen wir in diesem Spross die Anlage des Musculus genioglossus sehen. In dem Maasse, wie der Musculus geniohyoideus sich weiterhin ventralwärts im Laufe der Entwickelung senkt, wird der Raum zwischen dem Hyoglossus und dem Geniohyoideus grösser, und so für den sich nun bald ausbreitenden Genioglossus Platz geschaffen.

Damit ist das Wesentliche der Anlage der Zungenmuskulatur geschildert worden. Bei der weiteren Ausbildung bekommt der Geniohyoideus, der hier eigentlich nicht weiter hinzu gehört, aber doch wegen seiner Abstammung von der gemeinsamen Anlage erwähnt zu werden verdient, bald sein definitives Aussehen, indem er sich an den knöchernen Unterkiefer ansetzt.

Der Musculus hyoglossus zerfällt, indem er in seinem Verlaufe zum Zungenbein Beziehung gewinnt, in zwei Teile: den Cervicohyoideus und den Hyoglossus. Dieser zieht dicht unter dem Dorsum linguae zur Spitze der Zunge nach vorn. Er ist sehr bald von einer Lage dicht gedrängter Zellen umgeben, die eine Art Scheide für den Muskel bilden. Der Genioglossus ist — verschieden von den eben geschilderten Muskeln — kein zusammenhängender Strang, sondern besteht aus einzelnen fächerförmig sich ausbreitenden Fasern, die zum Teil an der erwähnten Scheide des Hyoglossus ansetzen. (Alle diese Verhältnisse sind in der Textfigur 45 zu sehen.) An dem Os entoglossum setzen seine Fasern nicht an. Wie Querschnitte von älteren Stadien lehren (XIV—XV) gehen keine Fasern von der rechten in die

linke Seite der Zunge oder umgekehrt, es bleibt also vorläufig immer noch ein medianer schmaler Bezirk in der Zunge, der nur aus Bindegewebe besteht (Septum)[1]).

Bei alten Embryonen und bei erwachsenen Tieren, bei denen in den Muskeln deutliche quergestreifte Muskelfasern zu sehen sind, ist keine scharfe Trennung zwischen den Fasern des Musc. geniohyoideus und des genioglossus zu machen, sie liegen zum Teil



Textfigur 45.

Sagittalschnitt durch die Zungenanlage und den Unterkiefer eines Embryo von Lacerta muralis (Stadium XIII a). Weitere Entwickelung der Zungenmuskulatur. Der Musculus hyoglossus liegt jetzt ganz am Dorsum linguae während seines ganzen Verlaufes. Er enthält deutliche Fasern (hygl.). Hinten hängt er mit dem Ursprung des Geniohyoideus genhy. zusammen, wie in früheren Stadien; dieser ist nicht in seiner ganzen Länge getroffen. An der ventralen Seite des Hyoglossus liegen dicht gehäufte Zellen als länglicher Strang, in die die Fasern des Genioglossus (gengl.) hineinstrahlen. Dieser Zungenmuskel zeigt jetzt seinen typischen fächerförmigen Faserverlauf. Die Fasern entspringen aus dem um den Unterkiefer (U. K.) herum liegenden Gewebe. An dem Meckelschen Knorpel liegen ziemlich grosse Räume, die zum Teil mit Blutkörperchen (fortgelassen in der Zeichnung) gefüllt sind; es handelt sich hier wohl zweifellos um künstlich erweiterte Gefässe. Zb. Zungenbeinbogen. mylhy. Musculus mylohyoideus. Hinten ist wieder die dorsale Epithelbekleidung der Rachenwand mit einer einfachen schwarzen Linie angegeben.

Vergrösserung ca. 1 : 70.

ganz dicht neben einander, und nur der Ort ihrer Endigung (Zunge oder Kiefer resp. Zungenbein) entscheidet, zu welchem

[1]) Gewöhnlich wird als charakteristischer Unterschied zwischen der Säugetier- und der Reptilienzunge angegeben, dass letztere kein Septum, an dem sich Muskelfasern ansetzen, besitzt. Das ist auch richtig, so weit es sich auf die ausgebildeten Tiere bezieht. Bei Lacertaembryonen besteht aber in der Mitte der Zunge ein längsverlaufendes Gebiet, das frei von Muskelfasern ist, aus Bindegewebe besteht und in seinem dorsalen Teile den Processus entoglossus besitzt. Später verschwindet diese Scheidewand, da die Muskelfasern der einen Seite in die andere ausstrahlen.

Muskel die Fasern gehören. Das ist aber kein eigentlich primärer Zustand, denn bei der verhältnissmässig kurzen Zunge der Embryonen haben die ventralen Fasern des Muskels noch nicht den gestreckten Verlauf wie bei der so sehr in die Länge gewachsenen Zunge des ausgebildeten oder erwachsenen Tieres.

Über die weitere Entwickelung des Musculus hyoglossus ist nur noch zu sagen, dass das vordere Ende des Muskels jeder Seite mit der Ausbildung der Zunge weiter nach vorn wächst und bis in die Spitze hinein zu verfolgen ist, wo er aber nicht als geschlossener Strang endet, sondern sich in einzelne Fasern auflöst, die sich mit den übrigen dort befindlichen Muskeln verfilzen.

Die in früheren Embryonalstadien schon beschriebene Scheide des Muskels enthält beim ausgebildeten Tiere zahlreiche cirkulär verlaufende Muskelfasern, die sich zum Teil abzweigen und noch eine muskulöse Hülle für das Os entoglossum liefern. Nach dem Dorsum linguae strahlen die ringförmigen Muskelfasern teilweise in die dichte Schicht aus, die unter der Schleimhaut liegt, und sind in die Fasern des Musculus transversus linguae und longitudinalis superior eingewebt.

Die Herkunft dieser speziellen Muskeln der Zunge ist schwierig zu untersuchen. Ich glaube aber trotz des lückenhaften Materials gerade der älteren Stadien sagen zu können, dass die cirkulären und queren Muskelzüge, die eben aufgezählt worden sind, von dort hin ausstrahlenden Zügen der Musculi genioglossi abstammen. Von dem Übergang der Fasern des Genioglossus in die Scheide des Hyoglossus war vorher schon die Rede. Man sieht an den dort befindlichen Enden der Muskelfasern deutlich den Übergang in embryonales Muskelgewebe, das eben nur aus rundlichen, dicht gelagerten Zellen, mitunter Zellreihen besteht. Beim ausgebildeten Tier ist der Zusammenhang der Musc. genioglossi mit den genannten Binnenmuskeln der Zunge nicht mehr so eng wie bei älteren Embryonen

und man kann wohl sagen, dass beim ersten Blick auf Querschnittspräparaten einerseits die Binnenmuskel, andererseits die Genioglossi von einander wohl gesondert sind; jedoch bei genauerem Durchmustern der Präparate sieht man an vielen Stellen Zusammenhänge wenigstens durch einzelne Fasern, die



Textfigur 46.

Querschnitt durch den vorderen Teil des angewachsenen Abschnittes der Zunge von einer erwachsenen Lacerta muralis. Auf der Zungenoberfläche sind niedere, breite Papillen, zwischen denen hier die Krypten recht flach sind; unter dem Seitenrand der Zunge ist eine tiefe Falte jederseits, die nach unten von ihr einen Zipfel der Seitenfläche der Zunge hervortreten lässt, der leicht als hinterer Teil der mehrfach erwähnten rudimentären Scheide (Sch.) wieder zu erkennen ist. (cf. auch Textfigur 47, 50 und 51.) In der Zunge liegen die beiden Musculi hyoglossi (hygl.) (quer getroffen), und sind von der muskulösen Scheide umgeben. Diese Scheide, die keine vollständig cirkulär verlaufenden Fasern enthält, wird oben vervollständigt von dem Musculus transversalis linguae. Unter dem Epithel liegen einige quergetroffene Bündel des Musculus longitudinalis, linguae zwischen den Scheiden der Hyoglossi liegt ventral der Processus entoglossus (ent.), der ebenfalls von Muskelfasern umringt wird. Von unten her strahlen in die Zungenscheide und die Zunge selbst Fasern des Musculus genioglossus ein, der am Mundboden nicht von dem Musculus geniohyoideus zu trennen ist. Ein Septum linguae besteht nicht, wohl aber ein Septum des Mundbodens. Neben der Zunge liegen die Sublingualdrüsen (Dr.), deren Zellen, ebenso wie die der Labialdrüsen (L,) angedeutet sind. Rechts im Kiefer sitzt ein Zahn. Der Knochen des Kiefers ist schraffiert.

Vergrösserung 1 : 25.

sich natürlich leicht aus den Vorgängen bei der Entwickelung erklären lassen.

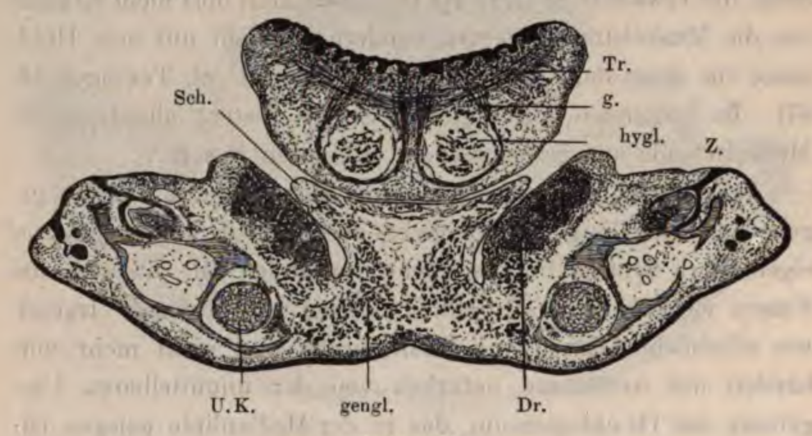
Der Musculus longitudinalis linguae scheint jedoch vom dorsalen Rande der Anlage des Hyoglossus geliefert zu werden, denn an jener Seite des Muskels ist während der Entwickelung

niemals die Grenze so scharf wie an seiner ventralen Seite; man findet mehrfach sich abspaltende Teile dorsal in das Bindegewebe übergehen, wodurch eben die Grenze an jener Stelle undeutlich erscheint. Auch beim ausgebildeten Tiere liegen wenigstens in dem bei weitem grössten, vorderen Teil der Zunge die Fasern des Musculus longitudinalis ziemlich dicht dem Hyoglossus auf, denn die erwähnte Scheide der Hyoglossi geht dort nicht cirkulär um die Muskelstränge herum, sondern sie stellt nur eine Hohlrinne für diese dar, die dorsalwärts offen ist (cf. Textfigur 46, 47). Im hintersten Abschnitt der Zunge besteht allerdings die Muskelscheide aus geschlossenen, cirkulären Fasern.

Es erübrigt noch zu sagen, was sich teilweise aus der gegebenen Darstellung schon ergiebt, dass jetzt in der Zunge kein eigentliches Septum linguae mehr vorhanden ist, da sich die Fasern vielfach in der Mittellinie kreuzen und verfilzen. Irgendwie erhebliche Massen von Bindegewebe sind nicht mehr vorhanden mit Ausnahme natürlich von der unmittelbaren Umgebung des Os entoglossum, das in der Medianlinie gelegen ist.

Schliesslich wäre noch der Beziehungen zu gedenken, die die Muskulatur zu der oben ausführlich geschilderten Scheidenbildung der Zunge von Lacerta muralis hat, die sich zum grössten Teil unter der Zunge befindet. Einen Querschnitt durch diese Gegend der Zunge, wo die Scheide (Sch) vorzüglich entwickelt ist, zeigt die Textfigur 47. Dort ist ersichtlich, dass Fasern des Musculus genioglossus in den freien Rand der Scheide ausstrahlen, die zum grossen Teil in diesem Rande zur Zungenunterfläche weiterlaufen und dann auch in die Zunge selbst ausstrahlen. Sehr charakteristisch ist auch das Verhalten dieses Muskels in dem hinteren, festgewachsenen Teil der Zunge, durch den der Querschnitt der Textfigur 51 gelegt ist. Hier begeben sich die Fasern des Genioglossus auch zu dem Rand der Scheide, der hier allerdings von der Unterfläche der Zunge nicht getrennt ist, aber doch durch eine deutliche Falte (F) von ihr

abgegrenzt wird, und von diesem Rande der Scheide strahlen die Fasern dann erst in die Zunge ein. Natürlich machen nicht etwa alle Fasern dieses Muskels diesen Umweg, um zur Zunge zu gelangen: Sagittalschnitte beweisen ja, dass fortwährend Fasern von dem Muskel in seiner ganzen Breite in die Zunge abgegeben werden. Die Abbildungen des Prinzen Ludwig Ferdinand



Textfigur 47.

Querschnitt durch den vorderen Teil der Zunge und des Unterkiefers von einem Embryo von Lacerta muralis (Stadium XV) zur Demonstration der „Scheide" der Zunge. Man sieht oben den Querschnitt der rinnenförmig am Dorsum ausgehöhlten Zunge mit den Drüsen- (Papillen)-Anlagen. In der Zunge ist der Musculus hyoglossus (hygl.) auf jeder Seite quer getroffen. Ihn umgiebt die im Text erwähnte muskulöse Scheide, deren Fasern in das Dorsum linguae ausstrahlen (g.). Die Scheide bildet hier eine recht deutliche oben offene Rinne, die dort von den Fasern des Musculus transversalis linguae (Tr.) bedeckt wird. Querschnitte des Longitudinalis linguae liegen unter der dorsalen Schleimhaut. Unter der Zunge befindet sich die Scheide, (Sch.), die vom Mundboden schmal entspringt, nach oben breiter wird, und dicht unter der Zunge abgeplattet mit zwei seitlichen Zipfeln aufhört. Ihr oberer Rand folgt der Kontur der Zungenunterfläche. In diese Scheide, die in der Mitte eine dreieckige muskelfreie Bindegewebsmasse enthält, strahlen seitlich bis zum Rand Fasern des Geniohyoideus (genhy.) ein. Auch an der oberen Fläche der Scheide liegen einige quer getroffene Fasern desselben Muskels. Neben der Scheide liegen am Mundboden die massigen Sublingualdrüsen (Dr.), ausserdem der Unterkieferknorpel (U. K.) mit den Knochenplatten; oben liegen die Zahnleisten mit Zahnanlagen (Z.).

Vergrösserung ca. 1 : 70.

von Bayern von der Zunge von Phrynosoma cornutum, das, wie erwähnt, jenes Organ riesig ausgebildet enthält, beweisen, dass dort ebenfalls der entsprechend mächtig ausgebildete Genioglossus reichlich diese „Nebenzungen" (Prinz L. F. v. B.) versorgt. Nur im hintersten Teil scheinen auch Fasern des Hyoglossus in diese Scheide zu gelangen.

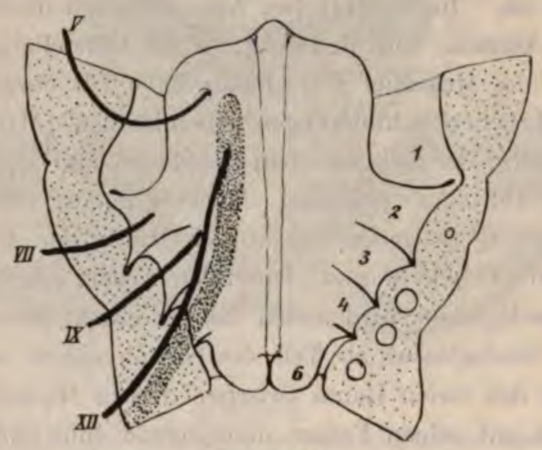
Die Verhältnisse der Muskulatur der Zunge des erwachsenen Tieres sind ausführlich unter andern von Prinz Ludwig Ferdinand untersucht worden. Allerdings hat er speziell L. viridis und ocellata geschildert, die jedoch nur ganz geringfügig von L. muralis differieren.

Die spätere Entwickelung der Zungenmuskulatur hat Mollier (95) an L. muralis untersucht; seinen Ausführungen schliesst sich Corning an. Im wesentlichen habe auch ich diese Angaben bestätigen können, nur in Bezug auf die Darstellung der Entwickelung des Musculus genioglossus habe ich etwas präzisere und ausführlichere Schilderungen geben können. Mollier sagt nur ganz kurz: der zwischen dem Hyoglossus und Geniohyoideus „gelegene Teil des primären Muskelstranges ordnet seine Fasern konvergent gegen das vordere Ende der Unterkieferanlage, wo er bald darauf dauernden Ansatz gewinnt und so zum M. genioglossus wird". Ich habe Gewicht darauf gelegt, dass der Genioglossus als Teil des Geniohyoideus aufzufassen ist, der in den freien Raum zwischen diesem Muskel und dem Hyoglossus mit seinen Fasern divergierend hineinwächst. Die geringe Differenz zwischen Molliers Darstellung und der oben gegebenen ist wesentlich in der Auffassung der Thatsachen begründet, zu der ich vor allem durch die Erfahrungen bei Amphibien gelangt bin. Über die Entwickelung der Binnenmuskulatur der Zunge macht Mollier keine Angaben.

Entwickelung der Nerven der Zunge.

Die Entwickelung der Nerven der Zunge und ihrer Umgebung ist bei Lacerta mehrfach Gegenstand eingehender Untersuchung gewesen. Ich kann hier nur noch einmal an die wichtigen Arbeiten erinnern, die bei der Schilderung der Muskulatur schon erwähnt wurden. Wir dürfen auf diese Arbeiten um so eher verweisen, als es hier ja nicht meine Aufgabe sein

kann, auf die ersten Anlagen der Nerven zurückzugehen, denn diese greifen zu weit in andere Fragen über, die hier gar nicht zur Erörterung kommen können. Die Darstellung mag mit einem Stadium beginnen, dessen schematische Abbildung in Textfigur 48 gegeben ist (Stadium XI.). In die Umrisse der Kiemenbogengegend sind die in Betracht kommenden Nerven hineingezeichnet worden; der punktierte Strang



Textfigur 48.

Schematische Zeichnung des Mundbodens eines Embryo von Lacerta muralis (Stadium XI) cf. Tafelfigur 21. Dargestellt ist in Umrisslinien die Zungenanlage mit den in Frage kommenden Visceralbogen (1, 2, 3, 4, 6). Die Schnittflächen sind punktiert; rechts sind darin die Kiemenarterien angedeutet. In die linke Hälfte der Zeichnung sind die Nerven schematisch ohne ihre Äste eingezeichnet, wie sie durch zeichnerische Rekonstruktion bei diesem Embryo gefunden wurden: Trigeminus (III Art) V, Facialis VII, Glossopharyngeus IX, Hypoglossus XII. Neben dem Hypoglossus ist der Zungenmuskelstrang (eng punktiert) eingezeichnet. Der Nerv (XII) liegt an der lateralen Seite dieses Stranges.

Vergrösserung ca. 1:50.

stellt die Anlage der Zungenmuskulatur dar. Hier liegen, wie leicht zu bemerken ist, durchaus nicht mehr ganz primäre Verhältnisse vor, denn der N. hypoglossus hat schon die Wanderung in ein Gebiet angetreten, wohin er seiner Anlage nach nicht gehört, aber dennoch eignet sich das Stadium wohl zum Ausgang unserer kurzen Betrachtungen. Die ersten drei Visceralbogen enthalten die Nerven, die ihnen nach allgemein gültigen Regeln zukommen. In den ersten Bogen hinein wächst

der bezeichnete Zweig vom Trigeminus; im zweiten liegt der Facialis, der vorläufig nicht mehr erwähnt zu werden braucht, da er für die Zunge keine direkte Bedeutung hat.

Im dritten Bogen ist der Verlauf des Glossopharyngeus angegeben, während die Zweige des Vagus, weil sie die Übersicht nur erschweren würden und hier doch keine Wichtigkeit für unsere Gegend haben, fortgelassen sind. Dafür ist der schon erwähnte N. hypoglossus angemerkt mit der ihm zugehörigen Muskelanlage. Der Nerv liegt in diesem Stadium sicher lateralwärts von der Muskelanlage. Corning macht eine Angabe, dass in späteren Stadien [1]) der Nervus hypoglossus „dem Muskelstrang medianwärts anliegt", fügt aber hinzu: „übrigens ist auch hier zu sehen, dass der Nerv von der Muskelanlage allmählich umwachsen wird." Auf diese Umwachsung wurde früher schon hingewiesen, sie ist auch der Grund, warum eine genaue Bezeichnung der Lage des Nerven zur Muskelanlage später nicht mehr gegeben werden kann.

Der dritte Ast des Nervus Trigeminus, soweit er hier in Betracht kommt, teilt sich in zwei Hauptäste, die auch bald bei den Embryonen zu finden sind: der eine bleibt als Nervus alveolaris inferior am Knochen, der andere tritt als Nervus lingualis zur Zungengegend. An ihn legt sich später die vom Facialis kommende Chorda tympani. Der uns nicht weiter interessierende Musculus mylohyoideus bekommt auch einen Ast vom Alveolaris inferior.

Der Facialis beteiligt sich nur mit der Chorda tympani an der Versorgung der in Betracht kommenden Gegend, über seinen Stamm folgen deswegen keine Angaben mehr. Der Nervus glossopharyngeus, der im dritten Bogen liegt, nimmt in

[1]) Genauere Angaben macht Corning über das Stadium nicht, da er überhaupt nur gelegentlich auf die weitere Umbildung der von ihm untersuchten Muskelanlagen zu sprechen kommt; er spricht hier nur von einem „recht späten Stadium" (cf. S. 88 l. c.).

der weiteren Entwickelung die Verbindungszweige vom Facialis auf und legt sich ganz dicht an den Nervus hypoglossus an, mit dem er bei manchen Reptilienformen sogar verschmilzt (Fischer 53). Er entsendet stark sich verästelnde Zweige in die Zunge, über deren Beziehungen zu der Schleimhaut und den Drüsen[1]) Gaupp (88) genaue Angaben macht.

Der Hypoglossus, der bei den Reptilien teilweise Hirn- und Rückenmarksnerv ist, sich also von dem der Amphibien wesentlich unterscheidet, ist in seinem Verlauf bei der oben gegebenen Erklärung der schematischen Textfigur und auch bei der Schilderung der Muskulatur genauer berücksichtigt worden. Hier soll überhaupt nur dies wenige von den Zungennerven erwähnt werden, da wir sowohl betreffs der Entwickelung als auch über den Verlauf der Nerven beim erwachsenen Tier durch vorzügliche Arbeiten unterrichtet sind, auf die ich hier wohl verweisen kann. (Vogt, Bendz, Fischer, Corning, Mollier, van Bemmelen, Gaupp etc.)

Natürlich sind Wachstumsverhältnisse der ganzen Zunge und ihrer Muskulatur, auf die sogleich noch des näheren eingegangen werden soll, auch von Einfluss auf den Verlauf und das spätere Verhalten der Nerven.

Nur dann, wenn die Visceralbogen noch durch Taschen abgrenzbar erhalten sind, kann man hoffen, den durch die vergleichend anatomischen Ergebnisse dort etwa nachgewiesenen Nerven zu finden, wenn man auch in verhältnismässig frühen Stadien schon Verschiebungen zu finden erwarten muss. Sobald die Bogen auch nicht äusserlich mehr sichtbar sind, hat man an der Lage der ursprünglich zu ihnen gehörigen Nerven keinen Anhalt mehr, die Reste des Bogens zu bestimmen. Weil der glossopharyngeus in die Zunge tritt, ist damit durchaus noch

---

[1]) Bei dem Kapitel Drüsen kommen wir auch auf die Nerven und die wichtige Arbeit von Gaupp noch zu sprechen.

nicht gesagt, dass deswegen a priori auch der dritte Bogen zur Zungenbildung verwendet wird. Um derartige Fragen wie die nach der Teilnahme der Visceralbogen an der Konstituierung der Zunge zu entscheiden, müssen die verschiedensten Vorkommnisse bei der Entwickelung berücksichtigt werden, wobei unter anderen die Nerven auch zu beachten sind, denn es wäre thöricht diesen Gebilden, die sich schon für so manche wichtige Entscheidung äusserst wertvoll erwiesen haben, ihren Wert abzusprechen. Zum Schluss werden wir auch darauf noch zurückzukommen haben.

Entwickelung der Drüsen.

Die Drüsen der Zunge von Lacerta muralis habe ich auch in ihrer Entwickelung untersucht. Leydig leugnete das Vorhandensein von Drüsen bei Lacerta, Reichel und Gaupp sahen sie dagegen, wenn beide Autoren auch keine speziellen Angaben für Lacerta muralis machen, v. Seiller (91) nimmt eine vermittelnde Stellung ein.

Bei dem Stadium XV, dessen rekonstruierte Zunge in der Tafelfigur 27 abgebildet ist, findet man Drüsenanlagen auf der Zunge deutlich ausgebildet, sie bestehen aus kurzen soliden Epithelzapfen, die von der Oberfläche ausgehen und zwischen den zum Dorsum linguae ausstrahlenden Muskelfasern enden. (cf. Textfigur 46, 47). Sie sind fast über die ganze Zunge ausgebreitet, nur fehlen sie an den vordersten Enden der beiden vorderen Spitzen der Zunge (die hinteren Teile dieser Spitzen besitzen sie), und im hinteren Abschnitt der Zunge in einem dreieckigen medianen Felde, das in der Rinne liegt, die oben bei der Beschreibung der Rekonstruktion der Zunge geschildert wurde; die Basis des Dreiecks liegt nach dem Kehlkopf zu, die Spitze liegt nach vorn gewendet in der Mittellinie der Zunge. Am Seitenrande der Zunge sind nur dicht an seinem Übergange

zum Dorsum linguae Drüsen zu sehen; die früher beschriebene Ausstrahlung der Zungenscheide ist frei von Drüsenanlagen (cf. Textfigur 47). Die weiteren Schicksale dieser Anlagen habe ich nicht verfolgen können. Ähnliche Angaben über die Anlage der Lingualdrüsen hat Bayer gemacht, der aber auch mässig verzweigte Drüsen beschreibt.

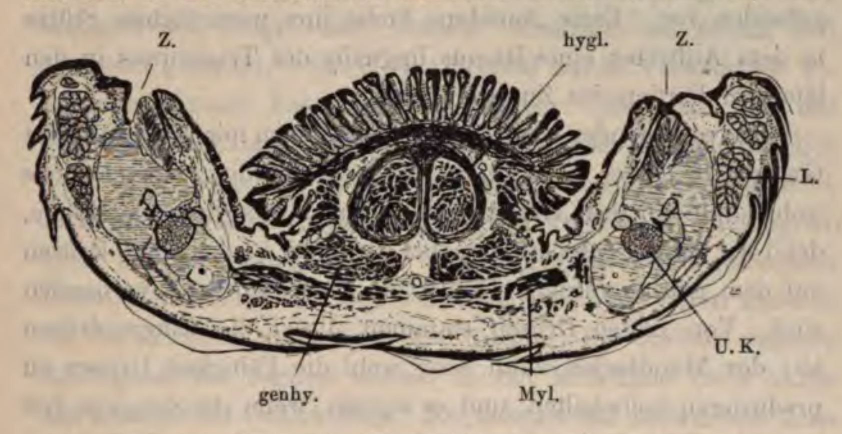
Bei der erwachsenen Lacerta muralis sind die drüsigen Bildungen viel kleiner als man nach den Anlagen beim Embryo erwarten sollte. Man findet dort zwischen den Papillen, die in dem Drüsenanlagen enthaltenden Teile der Zunge allenthalben vorhanden sind, Einbuchtungen, die secernierende Elemente (nach Art der Schleimzellen) besitzen. Je nach der Ansicht der betreffenden Autoren, ob sie diese Krypten als echte Drüsen auffassen oder nicht, wechseln auch die Angaben über das Vorkommen, beziehungsweise das Fehlen von Drüsen. Darauf wurde eben schon hingewiesen. Nach den Bildern, die die Entwickelungsgeschichte aufweist, möchte ich wohl sagen, dass man be rechtigt ist, an wahre Drüsen auf der Zunge von Lacerta zu glauben. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei Anguis fragilis, [1] nur dass dort die Krypten beim ausgebildeten Tiere noch viel tiefer sind. Einen Querschnitt durch den vorderen Teil der Zunge von Anguis giebt die Textfigur 49 wieder.

Was die in der Litteratur mehrfach erwähnten Beziehungen der Lingualdrüsen zu den Sublingualdrüsen anlangt, so ist entwickelungsgeschichtlich niemals etwa ein kontinuierlicher Zusammenhang zwischen den beiden Drüsengruppen zu bemerken. Beide sind am angewachsenen Teil der Zunge bei Lacerta muralis immer getrennt durch die geschilderte Scheide der Zunge (cf. Textfigur 46, 47).

Leydig hat die Ansicht aufgestellt, dass die Sublingualdrüsen der Lacerten durch Herabrücken von der Zunge auf den

[1]) Leydig, der die Zunge von Anguis ganz genau beschreibt, erwähnt z. B. nicht, dass Drüsen auf ihr gefunden werden. Vergl. auch Oppel (1900),

Mundhöhlenboden aus den Zungendrüsen der Amphibien entstanden und demnach einem Teil der letzteren homolog seien. Reichel schliesst sich diesem Gedanken Leydigs an, indem er ausführt: „Erwägen wir, dass die Zunge durch Erhebung und Ablösung der Muskulatur des Mundhöhlenbodens entstanden ist, dass diese Erhebung auch die ihr aufliegende Schleimhaut mit den in ihr auftretenden Gebilden in die Höhe zieht, und



Textfigur 49.

Querschnitt des vorderen angewachsenen Teiles der Zunge von einem erwachsenen Anguis fragilis mit dem Unterkiefer. An der Oberfläche der hier im Bilde pilzförmig gestalteten Zunge sieht man die dicht nebeneinanderstehenden Drüsenschläuche (Krypten?) in der Schleimhaut. In diesen Drüsen sind auch die Zellen angegeben. entgegen der sonstigen Gewohnheit bei diesen Textfiguren das Epithel nur als schwarze Linie zu zeichnen. Die Muskulatur der Zunge ist recht ähnlich der bei Lacerta. Um den Hyoglossus (hygl.) bildet hier die cirkuläre Muskulatur einen vollständigen Ring, an dessen oberer (dorsaler) Seite Fasern der einen Seite in die andere übergehen. Der starke Genioglossus begiebt sich zum Seitenrand der Zunge, unter ihm liegt der punktierte Nervenast des Hypoglossus auf jeder Seite sichtbar (links zwei!). Die ventral von ihm liegende Muskelmasse gehört dem Geniohyoideus an (genhy.). Die Muskeln des Mundbodens sind ebenfalls gut gesondert zu erkennen. In den Seitenteilen des Kiefers (Knochen schraffiert) liegen noch die Zähne und die Labialdrüsen (L.). Der Processus entoglossus ist nicht auf dem Schnitt getroffen; er liegt auf weiter aboralwärts geführten Querschnitten in der ventralen Rinne zwischen den beiden Scheiden der Musculi hyoglossi.

Vergrösserung ca. 1 : 20.

dass schliesslich die Zunge der Amphibien fast die ganze Breite des Mundhöhlenbodens einnimmt, die aller höheren Tiere indes nur den mittleren Abschnitt betrifft, so hat die Leydigsche Auffassung nichts Befremdendes."

Die Zunge der Anuren nimmt nun durchaus nicht regelmässig die ganze Breite des Mundbodens ein, sondern bisweilen

nur recht kleine Abschnitte. Für die Urodelen stimmt diese Angabe, wie wir gesehen haben, allerdings.

Gaupp sagt bei der Besprechung der Reichelschen Arbeit: „ich möchte in direktem Gegensatze dazu annehmen, dass bei den Sauriern nicht nur kein „Herabrücken", sondern vielmehr ein weiteres „Heraufziehen" von neuen Schleimhautpartien, die ursprünglich lateral lagen, auf die Zunge stattgefunden hat. Diese Annahme findet ihre wesentlichste Stütze in dem Auftreten eines Ramus lingualis des Trigeminus in den lateralen Partien der Zunge."

Die vorliegenden Untersuchungen scheinen mir für die Ansicht Gaupp in letzter Hinsicht zu sprechen, allerdings sprechen sie wohl kaum für das „Heraufrücken" von Drüsen auf die Zunge, denn wir haben gesehen, dass bei Urodelen in der That Drüsen auf dem ganzen vorderen Gebiet des Mundbodens vorhanden sind. Von diesen Drüsen stammen direkt die Zungendrüsen ab; der Mundboden kann sehr wohl die Fähigkeit Drüsen zu produzieren beibehalten, und es werden, wenn die Zunge so frei geworden ist, wie bei Lacerta, unter ihr wiederum Drüsen geliefert werden. Wenn Gaupp schliesslich sagt: „ich stimme der Reichelschen Ansicht, dass Zungen-, und Unterzungendrüsen nichts prinzipiell Verschiedenes, sondern vielmehr alle nur Teile der, ursprünglich gleichmässig über den Mundhöhlenboden verbreiteten (allerdings nur hypothetischen!) Drüsenschicht sind, durchaus bei", so geben ihm meine Untersuchungen entschieden recht, denn sie sprechen durchaus für die morphologische Gleichwertigkeit der beiden Drüsenarten, da die Zungendrüsen entwickelungsgeschichtlich ursprünglich Mundhöhlenbodendrüsen sind. In der Entwickelungsgeschichte ist die Reichelsche Drüsenschicht nicht einmal hypothetisch, denn bei Salamandra und Triton haben wir unter und vor der Copula des Kiemenapparates in der That eine gleichmässige Drüsenschicht nachweisen können.

Bei aller Übereinstimmung mit der Gauppschen Ansicht geben meine Beobachtungen doch in mancher Hinsicht eine Erweiterung und tiefere Begründung jener Hypothesen.

Entwickelung der Sublingualdrüsen.

Ganz kurz mag hier noch auf die Entwickelung der Sublingualdrüsen hingewiesen werden. Zunächst sei darauf aufmerksam gemacht, dass Oppel (1900) deren Verhältnisse genauer untersucht hat. Er sagt darüber: „Bei dem von mir untersuchten Exemplar von Lacerta (es liess sich nachträglich nicht mehr feststellen, ob es sich um muralis oder agilis handelte, doch ist mir letzteres wahrscheinlicher) besteht die Sublingualdrüse aus zwei topographisch wie histologisch scharf getrennten Teilen, deren einen ich den vorderen unpaaren, deren anderen ich den hinteren unpaarigen Teil nenne. Die vordere unpaare Sublingualdrüse beginnt unpaar in der Mittellinie dicht hinter den Zähnen des Unterkiefers. Sie mündet mit zahlreichen Ausfuhrgängen zunächst in der Mittellinie und zu beiden Seiten derselben in eine Furche. Weiter hinten tritt nach aussen beiderseits eine neue Drüsenmasse auf, welche gleichfalls Ausfuhrgänge zur Oberfläche schickt und sich mit dem mittleren unpaaren Teil verbindet. Der mittlere, unpaare Teil spaltet sich dann in der Mittellinie und seine beiden Teilstücke verbinden sich, je eines mit einem der seitlichen Teile. — Diese beiden so enstandenen Teile laufen nun weiter nach hinten aus, mehr in die Tiefe tretend. Die hintere paarige Sublingualis beginnt sofort hinter der Teilungsstelle der unpaaren Drüse und erstreckt sich über den beiden Ausläufern der unpaaren gelagert und weiter als diese beiderseits am Boden der Mundhöhle im Bereiche des angewachsenen Teiles der Zunge nach hinten."

Die Zellen der unpaaren vorderen Drüsen nähern sich im Aussehen den Eiweissdrüsenzellen der Säuger, während die der

paarigen hinteren Drüsen mehr Ähnlichkeit mit Schleimzellen haben.

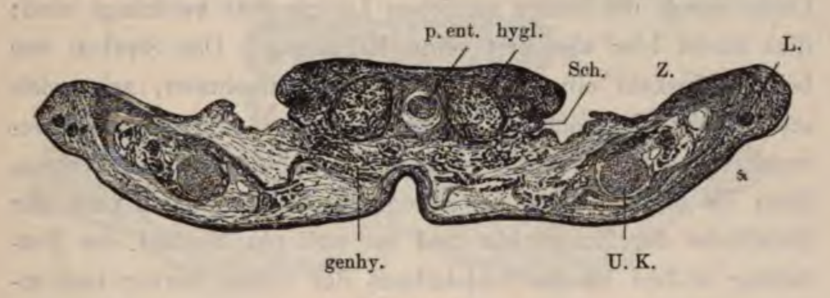
Für Lacerta muralis kann ich die Oppelschen Angaben durchaus bestätigen. Auch bei älteren Embryonen (Stadium XV) kann man die beiden Drüsengruppen schon in der ersten Anlage von einander unterscheiden. Sie liegen ganz ähnlich, wie beim erwachsenen Tier, nur dass der unpaare Teil der vorderen Drüse sich nicht unpaar anlegt. Man sieht in ihrem ganzen oralen Ausdehnungsbezirk kleine, solide Drüsenanlagen als kurze epitheliale Zapfen allenthalben sich in die Schleimhaut einsenken, die stets ein schmales Gebiet der Mittellinie freilassen, sich also auch vorn paarig anlegen. Erst später kann dann also eine Art Verschmelzung der sich auf einem kleinen Raum mächtig ausdehnenden Drüsen eintreten, wobei auch die Mittellinie nicht frei von Drüsen bleibt und der ganze Drüsenkomplex vorn dann unpaar erscheint.

Die hinteren Sublingualdrüsen legen sich ebenfalls als äusserst zahlreiche, dicht nebeneinander gedrängte Epitheleinsenkungen an, die sehr viel dichter stehen als die vorderen Organe, wie das Oppel auch beim erwachsenen Tier beobachtet hat. Streng genommen darf man nicht von je einer Sublingualdrüse reden, sondern von einem Drüsenkomplex, der aus zahlreichen Einzeldrüsen besteht, die alle gesondert an der Oberfläche münden.

Topographie des Zungenbeines und Wachstum der Zunge.

Betreffs der histologischen Differenzierung des Gewebes, aus dem die Zungenanlage besteht, ist das Wesentliche bei der Schilderung der Entwickelung der Knorpel, Muskel etc. gesagt, die allmählich in dem zunächst ganz gleichartigen Gewebe entstehen oder dort hineinwachsen. Es mögen hier nur noch einige, wenn ich so sagen darf topographische Verhältnisse besprochen werden.

Bei der Entwickelung der Knorpel des Kiemenapparates wurde schon kurz auf die Verschiebung der Lage des Processus entoglossus hingewiesen. Textfigur 42 zeigt die primitive Lage des Fortsatzes in seiner ganzen Ausdehnung auf einem Sagittalschnitt. Er beginnt oralwärts vom Kehlkopfeingang und zieht bis nahe zur Spitze der Zungenanlage hin. Zunächst liegt der hintere Teil in einiger Entfernung von der Oberfläche der Mundhöhlenschleimhaut, dann nähert er sich dieser Oberfläche, um im



Textfigur 50.

Querschnitt durch den hinteren Teil der Zunge und des Unterkiefers eines Embryo von Lacerta muralis (Stadium XV). Die Zunge springt mässig stark in die Mundhöhle vor. Vereinzelte Drüsenanlagen sind an ihrer lateralen Oberfläche zu sehen. In der Zunge sind die Querschnitte der Musculi hyoglossi (hygl.) von einer zirkulären Muskelscheide umgeben. Die beiden Muskelstränge liegen von der Medianlinie entfernt und haben zwischen sich den Processus entoglossus (p. ent.) liegen, der ebenfalls eine Scheide bekommen hat. Dieser Processus liegt hier ziemlich nahe der dorsalen Fläche der Zunge (cf. Textfigur 47 u. 51). Unter den Hyoglossi liegen Fasern des Geniohyoideus quer getroffen. Am Seitenrande der Zunge ist der hinterste Rest der Zungenscheide (Sch.) noch zu sehen, der durch eine deutliche Falte von dem bogigen Rande der Zunge abgegrenzt ist. Im Kiefer ist der Meckelsche Knorpel (U. K) auf jeder Seite zu sehen mit den um ihn liegenden Knochenplatten (schraffiert). Lateral von den ebenfalls abgebildeten Zähnen (Z.) liegen Reste der Labialdrüsen (L.).

Vergrösserung 1 : 45.

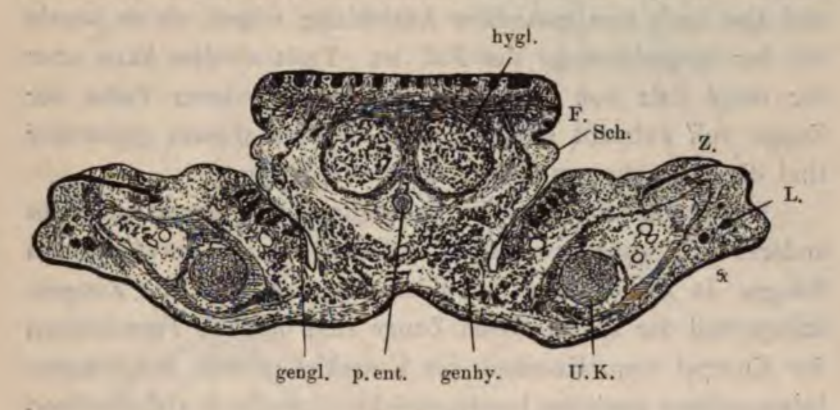
ganzen weiteren Verlaufe dicht unter ihr in ziemlich gleich bleibender Entfernung zu liegen. In älteren Stadien zeigen Querschnitte aus verschiedenen Regionen der Zunge, dass eine wesentliche Änderung in diesem Verhalten eingetreten ist (cf. Textfiguren 50, 51).

Im hinteren Abschnitt liegt der Processus nahe dem Dorsum linguae, von einer Scheide, die beim ausgebildeten Tiere Muskelfasern enthält, umgeben; neben ihm liegen die Querschnitte der Musculi hyoglossi, ebenfalls von einer oben beschriebenen

Scheide umhüllt, als drehrunde Stränge. Weiter oralwärts fallende Querschnitte (Textfigur 51 und 46) zeigen dann aber diesen Processus ganz nach der Unterseite der Zunge hin verlagert, sodass die beiden Musculi hyoglossi vollkommen dorsal von ihm gelegen sind. Natürlich ist diese Verlagerung des Processus eine durchaus passive, er wird von diesen beiden Muskelwülsten oralwärts überwachsen, wie wir ja auch bei der Entwickelung der Form der Zunge sahen, dass die mediane Leiste durch die beiden seitlichen Längswülste verdrängt wird: dies findet hier also erst seine Erklärung. Das Streben der beiden Muskeln eine derartige Lage einzunehmen, zeigt sich schon frühzeitig, nachdem sie sich als selbständige Anlage differenziert haben. Textfigur 44 lässt dies schon deutlich erkennen, denn die oralen Enden der Hyoglossusanlage streben nach der Oberfläche der Zunge hin und im weiteren Verlauf der Entfaltung wölben sie die Schleimhaut der Zunge hervor und erzeugen die in jenen Stadien beschriebenen Wülste an der Mundhöhlenfläche der Zunge und drängen dadurch den Knorpelstab des Processus entoglossus ventralwärts. Das ist aber nicht so wörtlich zu nehmen, dass dabei der Knorpelstab etwa ventralwärts verbogen wird, denn davon ist nichts zu bemerken, wie eine Reihe von Rekonstruktionen, die von den verschiedenen Stadien der Ausbildung des Knorpelskelettes gemacht wurden, beweisen, sondern die Zunge mit den genannten Muskeln wächst über das Niveau des Knorpels heraus, ein Vorgang der Hand in Hand geht mit der Befreiung der ganzen Zunge von der Unterlage — vom Mundboden.

Das Konvergieren der beiden Musculi hyoglossi, das beim Vergleichen der Textfiguren 50 und 51 deutlich ist, ist auch schon in der Anlage der Muskeln zu bemerken, wie sehr deutlich Schnitte durch den Kopf von Embryonen erweisen, die parallel dem Verlaufe dieser Muskeln geführt sind. Bei der weiteren Ausdehnung der Muskeln wird diese Konvergenz oral-

wärts immer stärker, sodass sie sich beide in der Mittellinie fast berühren wie Textfigur 51 zeigt. Die Zungenspitzengegend entsteht also, wie auch diese Betrachtung ergiebt, durch das Vorwachsen des betreffenden Teiles über die ursprüngliche Anlage hinaus, während im Vergleich dazu der hintere Abschnitt, der Zungengrund, teilweise wenigstens seinen ursprünglichen Charakter beibehält. Der vordere Teil wächst jedenfalls viel



Textfigur 51.

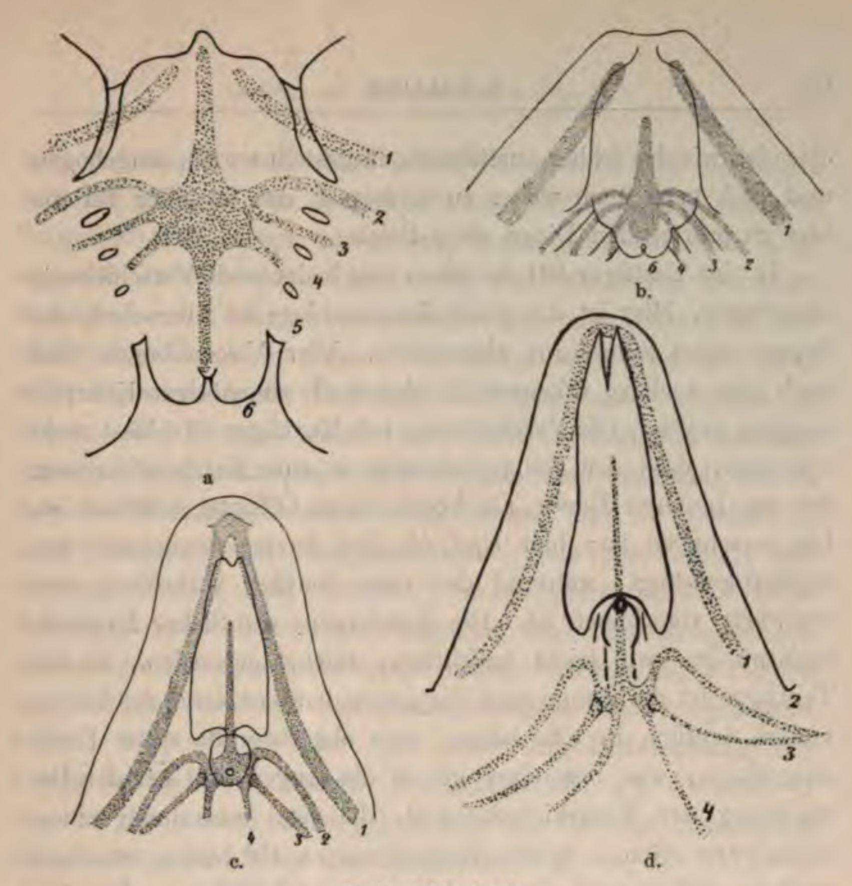
Querschnitt durch den vorderen angewachsenen Teil von der Zunge und dem Kiefer von einem Embryo von Lacerta muralis (XV). Auf dem Dorsum der Zunge sind zahlreiche Drüsen anlagen. In der Zunge liegen die Querschnitte der beiden Musculi hyoglossi (hygl.) dicht neben einander, von ihrer muskulösen Scheide umgeben, die in die Schleimhaut des Dorsum linguae ausstrahlen; dort zieht quer herüber der Musculus transversalis linguae. Ventralwärts in der Rinne zwischen den beiden Hyoglossi liegt der Processus entoglossus (p. ent.) (vergl. Textfigur 50). Von unten her strahlt in die Scheide (Sch.) der Zunge, die vom eigentlichen Zungenkörper durch die tiefe Falte (F.) abgegrenzt ist, der Musculus genioglossus, um dann von dort in den Rücken der Zunge überzugehen. Mit ihm hängt der Musculus geniohyoideus am Boden der Mundhöhle zusammen Lateral von der Zunge liegen die Sublingualdrüsen in dem für sie bestimmten, oder vielmehr von ihnen gebildeten Schleimhautwulst. Der Unterkieferknorpel (U. K.) ist von einer dünnen Knochenmasse (schraffiert) umgeben. Lateral am Kieferrande liegen die Zahnleisten und die Labialdrüsen.

Vergrösserung ca. 1 : 60.

schneller als der hintere, wie das auch deutlich erwiesen wird durch die Betrachtung der schematischen Abbildungen 52a bis d, an denen die stark und schnell zunehmende Konvergenz der Unterkieferskelettstücke dargestellt ist, die nur durch die angedeutete Form des Wachstums zu erklären ist. Auf weitere wichtige Wachstumsverhältnisse, die durch diese Abbildungen veranschaulicht werden, werden wir sogleich des näheren eingehen;

es sei hier nur noch bemerkt, dass die Eidechsenzunge auch in ihrem hinteren Abschnitt im Vergleiche mit den Zuständen der Embryonalzeit weitgehende Umbildungen zeigt, die eine starke Differenzierung und eine spezialisiertere Ausbildung dieser Gegend veranlassen, als wir sie z. B. bei der Säugetierzunge finden; denn wie wir sahen, wachsen bei Lacerta hinten noch die beiden Zipfel heraus, die eine viel schärfere Abgrenzung und also auch eine speziellere Ausbildung zeigen, als es jemals bei der Säugetierzunge der Fall ist. Trotz alledem kann aber der obige Satz von dem Wachstum des vorderen Teiles der Zunge voll aufrecht erhalten werden, denn diesem gegenüber sind die Umbildungen hinten doch nur gering.

Wie erwähnt zeigen die Textfiguren 52a bis d noch ein anderes nicht ganz unwichtiges Verhalten der sich entwickelnden Zunge. In die Umrisse der Kiemengegend resp. der Zungenanlage und der ausgebildeten Zunge sind dort die Formationen der Knorpel resp. Knochen des Unterkiefers und des Zungenbeinapparates punktiert hineingezeichnet, projiziert auf die Oberfläche der Zunge. In Textfigur 52a liegen die Knorpelanlagen vollkommen in den zugehörigen Visceralbogen, die noch deutlich abgrenzbar sind. Vier Bogen enthalten Knorpelanlagen; die drei letzten vereinigen sich zu der median gelegenen Copula, die eine deutliche Platte darstellt, von der oralwärts der Processus entoglossus ausgeht, während sich aboralwärts chondroblastemartiges Gewebe bis zum Kehlkopfeingang hin erstreckt. Entsprechend der annähernd frontalen Stellung der Visceralbogen stehen die Knorpelanlagen auch frontal, nur die Unterkieferbogen konvergieren schon deutlich nach dem Munde zu, in Wirklichkeit noch etwas stärker als es in der Abbildung dargestellt werden konnte, da die Knorpel senkrecht zur Ebene der Zeichnung weiter nach vorn treten, was bei der Projektion natürlich nicht klar gemacht werden kann. Die auf der Zeichnung ersichtliche vordere Spitze der Zungenanlage ist auch nicht die Spitze der Zunge, denn



Textfigur 52 a bis d.

Schematische Abbildungen, die in vier verschiedenen Stadien die Beziehungen des Visceralskelettes zu der Zungenanlage bezw. zur Zunge selbst zeigen sollen.

a. Umrisszeichnung der Rekonstruktion, die in Tafelfigur 21 (Stadium XI) abgebildet ist, und in die die punktierten Visceralknorpelanlagen hineingezeichnet sind. Diese Knorpel sind in allen Figuren in der Blickrichtung, in der man die durchsichtig gedachten Modelle ansieht, auf ihre dorsale Oberfläche projiziert gedacht. Hier sind vier Paare von Knorpeln gezeichnet; alle liegen in den Bogen, in denen sie entstanden sind. Die Bogen sind durch schlitzförmige Taschen abgegrenzt. und mit den Zahlen 1—6 bezeichnet. Die ersten Knorpel sind leicht gebogene Spangen, die zweiten, dritten und vierten Knorpel sind von vorn nach hinten kürzer werdende Stäbe, die in der Mittellinie mit der breiten Copulaplatte zusammenhängen. Von dieser geht nach vorn der Processus entoglossus in die Zungenanlage, nach hinten der früher beschriebene Zusammenhang mit der Gegend des Aditus laryngis.

Vergrösserung 1 : 50.

b. Der hintere Teil der Zungenanlage zu dem Kehlkopf hin ist stark verkürzt gedacht. cf. Tafelfig. 22 der Rekonstruktion desselben Stadium (XII). Die ersten Bogen enthalten die stärker oralwärtss konvergierenden Spangen der Meckelschen Knorpel. Am hinteren Zungenrande sind noch drei Bogen zu erkennen. Die Taschen sind durch einfache Linien bezeichnet. Die zweiten, dritten und vierten Knorpel liegen noch ziemlich genau in den zugehörigen Bogen. Processus entoglossus geht von dem verdickten Körper der Copula nach vorn. Die Platte der Copula, an der die drei Bogenpaare ansetzen, ist von dem Körper verdickt.

Vergrösserung 1 : 25.

c. Umrisszeichnung von der Rekonstruktion, die in der Tafelfigur 25 abgebildet ist (Stadium XIV) Die Bogen sind durch Schlundtaschen nicht mehr abgrenzbar. Die Unterkieferknorpel, die in der Mitte vereint sind, konvergieren jetzt ganz spitzwinklig. Die drei hinteren Knorpelpaare sind jetzt aus dem Bereich der Zunge vollständig herausgerückt Der Aditus laryngis liegt auf der Copula. Der Processus entoglossus ragt weit in die Zunge vor.

Vergrösserung 1 : 25.

d. Umrisszeichnung der Zunge, des Kehlkopfes und des Kiefers nach einem Kaliglycerinpräparate der erwachsenen Eidechse. Die Unterkiefer sind ähnlich wie in der vorigen Figur gestaltet. Auch der Larynxeingang ist jetzt weit über die Copula des Zungenbeines oralwärts hinausgerückt. Die Verlaufsrichtung der hinteren drei Bogen ist etwas verändert, sie sind aber auf den ersten Blick mit jenen der früheren Stadien zu identifizieren. Von der Copula ragt der Proc. entoglossus in den festgewachsenen Teil der Zunge hinein.

Vergrösserung ca. 1 : 4.

diese ist, wie das früher ausführlich dargestellt wurde, umgebogen und nach vorn noch weiter zu verfolgen; das ist aber für die hier zu erörternden Dinge ohne Belang.

In der Textfigur 52b ist schon eine bedeutende Verschiebung eingetreten. Hier ist die ganze Zungenanlage zu übersehen, die Zunge selbst schon gut abgrenzbar. Vier Visceralbogen sind auch hier noch zu erkennen, in denen die zugehörigen Knorpelanlagen liegen. Die Vergleichung mit Textfigur 52c lässt wohl erkennen, dass der Zungenbeinapparat zum Kehlkopfeingang, der am hinteren Rande als kreisförmige Öffnung sichtbar ist, hin verschoben ist; hier sind die drei letzten Bogenpaare zusammengedrängt, während der erste deutlich verbreitert und oralwärts verschoben ist. Die Konvergenz sämtlicher Knorpelspangen ist, wie leicht ersichtlich, stärker geworden. In der Textfigur ist die Zunge und der ganze vordere Rand des Unterkiefers deutlich in eine lange, vorn abgestumpfte spitze Form ausgezogen, was besonders gut in die Augen fällt bei der Betrachtung der Unterkieferknorpel, die jetzt zusammen einen aboralwärts offenen, spitzen Winkel von ca. 40° bilden, während sie kurz vorher noch einen solchen von 90° bildeten. Die Abgrenzung der einzelnen Bogen ist nicht mehr erkennbar, wohl erhalten sind aber die drei Knorpel der zweiten bis vierten Bogen, die Copula und der Processus entoglossus. Der Aditus laryngis ist um ein beträchtliches Stück weiter oral verschoben, in dem Sinne also, wie es im vorher beschriebenen Stadium angebahnt war. Die Textfigur 52d zeigt uns nun die Verhältnisse bei einem ausgewachsenen Tiere. Das dieser Zeichnung zu Grunde liegende Präparat wurde so gewonnen, dass der Unterkiefer einer erwachsenen Lacerta muralis nach der Vorschrift von O. Schultze in Kalilauge-Glycerin aufgehellt wurde. Dann wurde bei vierfacher Vergrösserung eine Photographie angefertigt, deren Überzeichnung das vorliegende Bild geliefert hat. Hier ist das Verwachsen der Zunge über den Zungenbeinapparat

hinaus besonders auffallend geworden; ihr ist der Kehlkopfs eingang gefolgt, der jetzt am vorderen Ende des hinteren Drittels des Processus entoglossus liegt. Aufs allerbeste zeigt also die Ontogenie der Zunge und des Kehlkopfes bei einer Species den von Gegenbaur in der Reihe der höheren Wirbeltiere vergleichend anatomisch bewiesenen Satz von dem oralwärts Vorwachsen der Halseingeweide über das Visceralskelett heraus. Die Knorpel selbst bieten kein wesentliches Interesse mehr, sie sind vollkommen dem entsprechend gestaltet, wie sie sich zu früher Zeit schon angelegt hatten, und sie machen in ihrer Deutung beim ausgewachsenen Tiere als Gebilde des zweiten, dritten und vierten Visceralbogens absolut keine Schwierigkeiten. Darin unterscheidet sich der Zungenbeinapparat der Lacerten nicht unwesentlich von dem der Urodelen und Anuren, bei denen viel weitergehendere Umbildungen statt haben, die vielleicht nicht nur durch die Entwickelung der Zunge bedingt sein können, denn diese ist, wie wir auch in dem vergleichenden Teile sehen werden, bei den Amphibien sicher primitiver als bei den Reptilien.

Lage der Zungenanlagen zur Rachenmembran.

Die Beziehung der einzelnen zur Zungenanlage verwendeten Gebiete des Mundbodens zur Rachenmembran muss hier noch im Zusammenhang beachtet werden, da wir auf diesen Punkt bei den Amphibien ebenfalls unsere spezielle Aufmerksamkeit gerichtet hatten. In der Rekonstruktion des Stadiums I von Lacerta muralis sahen wir den Ansatz der Rachenmembran am Unterkiefer noch in einer kleinen Leiste, die frontal gestellt war, angedeutet (cf. Tafelfigur 15). Aus der Lage der Rachenmembran, die auch noch an Stadien beobachtet wurde, die sie vollständig ausgebildet enthielten, kann mit Sicherheit entnommen werden, dass das Gebiet des Tuberculum impar und natürlich

aller von ihm aboral liegenden Teile des Mundbodens, die zur Zunge verwendet werden, vom Entoderm abstammende Epithelialüberzüge jenem Organ liefern. Dagegen ist dies nicht so leicht bei den ersten Schlundbogen zu entscheiden. Die Rachenmembran setzt zwar am vorderen Rand der hier noch sehr schmalen Schlundbogen an. Diese verbreitern sich aber im Laufe der weiteren Entwickelung ganz ausserordentlich und wenden immer breiter werdende Flächen der eigentlichen Mundhöhle zu, wie wir oben mehrfach erwähnten. Ein grosser Abschnitt der ersten Schlundbogen liefert die von mir so benannten seitlichen Zungenwülste, die ja bei der Ausbildung der Zunge eine sehr grosse Rolle spielen. Wenn diese ganz von den innerhalb (aboral) der Rachenmembran, die leider zu früh verschwindet, liegenden Teilen der Unterkieferbogen geliefert werden, dann müssten diese Abschnitte gerade besonders stark sich ausdehnen, was allerdings nicht von der Hand zu weisen ist.

Bei genauer Betrachtung hat es aber doch den Anschein, als wenn auch Gebiete, die ausserhalb der Rachenmembran liegen, zur Ausbildung der so mächtigen seitlichen Zungenwülste verwendet würden. Dann käme also auch das Ektoderm bei der Bildung des epithelialen Überzuges der Zunge in Betracht. Nach dem, was ich bei Säugetieren über dieselben Verhältnisse gesehen habe, liegen dort die Dinge z. T. klarer, und wir müssen wohl die definitive Beantwortung dieser Frage bis nach der Schilderung jener Vorgänge verschieben.

Vergleichung.

Wir unternehmen nun auf Grund der vorliegenden Untersuchungen die Zunge der Reptilien mit der der Amphibien zu vergleichen. Zunächst erwägen wir, welche Gebiete des embryonalen Mundbodens bei der Zungenbildung verwendet werden

und daraus wird sich dann eventuell ergeben, ob die Zungen der Amphibien und Reptilien ganz oder nur teilweise ihrer Entstehung nach homolog sind. Wir brauchen zu dem Zwecke keinen besonderen Unterschied zwischen der Urodelen- und Anurenzunge zu machen, sondern können allgemein von der Amphibienzunge reden, da wohl genetisch zwischen den beiden Ordnungen Unterschiede konstatiert werden konnten, die aber doch nicht so bedeutend waren, dass wir nicht annehmen dürften, beide Organe seien im grossen und ganzen gleichwertig.

Bei den Amphibien entsteht die Zunge aus dem vordersten Teile der Copula und einem vor ihr und dem Unterkiefer gelegenen Gebiet des Mundbodens; beide Teile verschmelzen so innig mit einander, dass beim ausgebildeten Tier keine Trennung mehr besteht[1]).

Bei den Reptilien besteht zwischen den medialen Abschnitten der Visceralbogen ein mesobranchiales Gebiet, das wir wohl mit der Copula der niederen Tiere vergleichen dürfen. Allerdings bestehen Unterschiede im Verhalten der Copula bei älteren Larven der Amphibien und den Embryonen von Lacerta. Bei jenen Amphibien haben wir eine oralwärts gelegene ziemlich kurze Copula, zu der von hinten nach vorn konvergierend die einzelnen Visceralbogen herantreten, ein Verhalten, das wir erst in ziemlich späten Stadien bei Lacerta ähnlich wiederfinden.

In früheren Stadien sehen wir bei Lacerta einen sehr viel primitiveren Zustand, indem die annähernd frontal gerichteten Visceralbogen an die durch die ganze Ausdehnung der Kiemenregion median ziehende Copula herantreten (vgl. hierzu die Tafelfiguren 20 und 21 und auch die Textfigur 52a, bei denen

[1]) Nur die Drüsen geben bei Alytes, Pelobates, Salamandra etc. einen Anhalt zur Abgrenzung beider Teile.

an den eingezeichneten Knorpeln diese Thatsache wohl noch erkannt werden kann).

Später erst tritt dann eine Reduktion des aboralen Teiles der Copula ein, womit dann die erwähnte Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei den Amphibien erreicht wird. Wir dürfen also den rundlichen vorspringenden Höcker, wie er am vorderen breiten Ende der Copula in Tafelfigur 17 zu sehen ist, wohl gleichsetzen mit dem bei Urodelenlarven so ausserordentlich scharf vorragenden oralen Rande der Copula (primitive Zunge), zumal auch bei Lacerta, wie bei den Amphibien, oralwärts von ihm die mediane Anlage der Thyreoidea zu finden ist. Diese Copula wird in ihrem vorderen Teil ebenso wie bei den Amphibien auch bei Lacerta zur Zungenbildung verwendet, und zugleich mit ihr die angrenzenden Teile der herantretenden Visceralbogen (2 u. 3). Darin besteht also zwischen den beiden Tierklassen wohl Übereinstimmung. Allerdings darf man annehmen, dass eine fortschreitende Entwickelung bei den Reptilien gegenüber den Amphibien zu konstatieren ist, indem sicher grössere Abschnitte der an die Copula herantretenden Bogen bei Lacerta mit in die Zunge hineinbezogen werden als bei den untersuchten Amphibien, wo nur die unmittelbar an die Copula grenzenden Teile der zweiten Bogen Verwendung finden. Diese Entscheidung hat aber deswegen bei den Amphibien gewisse Schwierigkeiten, weil dort die Abgrenzung der Weichteile der Bogen gegen die Copula nicht so deutlich ist, wie bei den Reptilien, bei denen die auch namentlich noch in späteren Stadien sehr gut und scharf vorspringende Copula leicht zu erkennen ist.

Die zweite Anlage der Amphibienzunge, die bei weitem die wichtigste Rolle spielt, war das Gebiet, das zwischen Copula und Unterkieferbogen gelegen ist. Es fragt sich, finden wir auch bei Reptilien einen ähnlichen Abschnitt, der für die Zungenbildung verwendet wird? Die Antwort auf diese Frage giebt die

obige ausführliche Darstellung, in der wir auf ein sich allmählich immer mehr hervorwölbendes und vorschiebendes Gebiet aufmerksam machten, das genau an jener Stelle liegt, die wir bei den Amphibien als besonders wichtig erkannten. Wir nannten den Abschnitt bei der Eidechse, indem wir eine alte Bezeichnung wieder aufnahmen, Tuberculum impar. Ich stehe also nicht an, dieses gleichzusetzen dem präcopularen Abschnitt des Mundbodens der Amphibien, der ihnen den Hauptteil der Zunge liefert. Ganz ähnlich wie dort, erhebt sich bei Lacerta das ursprünglich plane Gebiet, legt sich an den oralen Rand der Copula an, und wird, das ist ja die Hauptsache, mit zur Zungenbildung verwendet. Im einzelnen bestehen natürlich noch Unterschiede. So zeigt dies Tuberculum impar sehr bald mehrere Abschnitte: einen median gelegenen First, der mit der Copula verschmilzt und zwei seitliche Flügel, die an die vorderen, oralen Ränder der zweiten Visceralbogen anstossen. Jedoch auch bei Amphibien kann man bald in diesem präcopularen Gebiet einen mittleren und zwei seitliche Teile unterscheiden, indem hier die Musculi genioglossi hineinwachsen. Der Raum zwischen ihnen entspricht dem medianen Teil des Tuberculum impar, die primären Endigungsstellen der Muskelanlagen den eben genannten seitlichen Flügeln. Ein weiterer bemerkenswerter Unterschied besteht bei beiden Klassen darin, dass die Amphibien (das betrifft die Urodelen allein) schon an jener Stelle Drüsen besitzen und so ein histologisch und funktionell wohl differenziertes Feld in die Zungenbildung mit aufnehmen; davon ist natürlich bei den Reptilien durchaus keine Rede. Hier wird das Feld für die Zungenanlage viel früher verwendet, ja sogar ehe die Muskeln sich zu diesem Tuberculum hinbegeben haben; wenn die Musculi genioglossi sich entwickeln, ist das Tuberculum schon so vollständig mit den anderen Teilen der Zungenanlage verschmolzen, dass es nicht mit Sicherheit mehr von ihr abgegrenzt werden kann.

Damit wäre also gezeigt, dass die Teile des Mundbodens, die bei den Amphibien für die Zungenbildung verwendet werden, auch bei Lacerta demselben Zwecke dienen. Bei Lacerta wird aber noch mehr vom zweiten Bogen dazu gebraucht als bei den Amphibien und ausserdem ist es oben höchst wahrscheinlich gemacht worden, dass auch Teile der medialen Abschnitte der dritten Bogen für die hintersten Partien der Reptilienzunge verwendet werden (cf. auch die Zusammenfassung).

Wie die oben gegebene Schilderung ersehen lässt, ist aber die Zunge von der Eidechse noch lange nicht fertig, es fehlen noch die bedeutendsten Stücke, nämlich die sogenannten seitlichen Zungenwülste, die als abgegliederte paarige Teile von den ventralen Flächen der ersten Schlundbogen geliefert werden und sich an die Copula des Tuberculum impar und an seine seitlichen Flügel ansetzen. Diese bilden mit dem grössten Teil der Zunge fast den ganzen Körper und sicher die beiden Spitzen. Diesen Wülsten entsprechen keine Bildungen bei den Amphibien; sie sind neue Erwerbungen der Reptilien, die einen bedeutenden Zuwachs der Masse der Zunge bedingen und natürlich auch wesentlich zur Vervollkommnung des Organes beitragen. Dem Bedürfnis, die Zunge erweiterter Funktionen fähig zu machen, konnte also in der phylogenetischen Entwickelung nicht dadurch abgeholfen werden, dass die von den Amphibien ererbte Zunge bei den Reptilien stärker wuchs, sondern es musste neues Bildungsmaterial herbeigebracht werden, das sich in Abschnitten der ersten Schlundbogen vorfand, die bisher sich gar nicht an der Zungenbildung beteiligt hatten und in den oben erwähnten Teilen der dritten Bogen.

Wie der erste Bogen dazu kommt sich bei der Zungenbildung nützlich zu machen, dafür können wir keinen Grund einsehen, er schliesst sich aber aufs beste der Entwickelung der Zungen in der Vertebratenreihe an, indem von der primitiven Fischzunge ausgehend, bei den Amphibien oralwärts von der

primitiven Zunge gelegene Mundbodengebiete für die definitive Zunge gebraucht werden und bei den Reptilien noch weiter oralwärts gelegene Teile des ersten Bogens dem Zweck der Vervollkommnung dienen. Der Fortschritt in der Ausbildung dieses Organes geht, trotzdem sich die Bildungsstätten des verwendeten Materiales nahe berühren, doch in grossen Sprüngen, sodass wir auch hier wieder die riesigen Lücken klaffen sehen, die die genannten Tierklassen trennen. Immerhin ist aber doch durch diese entogenetische Forschung ein gewisser Zusammenhang der scheinbar unvermittelt sich gegenüberstehenden Formen erreicht worden, der vielleicht noch vollständiger wird, wenn wir alle Reptilien und Amphibienordnungen genau in Hinblick auf den Bau und die Entwickelung der Zunge kennen. Die vergleichende Forschung, die nur ausgebildete Formen untersucht, hat für das Verständnis der Bildung der Zunge bis jetzt ähnliches nicht erreichen können.

Nun wird es auch erklärlich, warum ein neuer Nerv in den vorderen und seitlichen Gebieten der Zunge der Reptilien aufgetreten ist, der den Amphibien durchaus fehlt. Vom ersten Schlundbogen beteiligen sich nun bestimmte Abschnitte an der Zungenbildung und daher giebt der Trigeminus einen besonderen Ast dieser vom ersten Bogen abgespaltenen Partie mit: den Nervus lingualis. Gaupp, der die Zungennerven genau verfolgt hat, hat auch diesen Umstand richtig erkannt, indem er sagt: bei den Lacerten findet ein weiteres Heraufrücken von neuen Schleimhautpartien, die ursprünglich lateral lagen, auf die Zunge statt. Aber erst die Entwickelungsgeschichte giebt genauen Anhalt, welche Gebiete für die Vergrösserung der Zunge in Frage kommen.

Eine phylogenetische Deutung des Gebietes des Tuberculum impar und der ihm bei Amphibien entsprechenden präcopularen Mundbodengegend schon hier zu geben, ist unmöglich. Wir haben

vorher erst die übrigen höheren Tierklassen hinsichtlich der Zungenbildung zu untersuchen, bei welchen wir dies Tuberculum in viel beträchtlicherer Ausbildung beobachten werden.

Dass die Drüsenbildungen bei den Reptilien sich nicht so primitiv verhalten, wie bei den Amphibien, zumal speziell wie bei den Urodelen, ist verständlich, da wir ja schon bei Anuren bedeutende Abweichungen in der Zeit der Anlage der Drüsen von den Urodelen finden. Auch bei Lacerta treten drüsenähnliche Gebilde ganz am Ende der Embryonalzeit auf. Bei den Amphibien konnten wir schliesslich sagen, dass die spezifischen Drüsen der Zunge ausschliesslich von dem präcopularen Mundbodengebiet geliefert wurden. Diesem Gebiet homologisierten wir den als Tuberculum impar bezeichneten ebenfalls präcopularen Mundhöhlenboden bei Lacerta. Liefert dieses nun etwa nur die drüsenähnlichen Bildungen auf der Eidechsenzunge? Wir haben oben schon auseinandergesetzt, wie schwankend die Angaben über Drüsen der Zunge von Lacerta sind, auch bei den neuesten Litteraturangaben finden wir ähnliches. Ich glaube, wir haben auf der ganzen Zunge meistens Krypten, nur sehr wenige spezifische Drüsen. Als sehr voluminöse Organe liegen dagegen unter der Zunge wahre Drüsen, die ihrer Bedeutung nach schon gewürdigt worden sind (cf. S. 719). Ihnen entsprechen bei den Amphibien keine an gleicher Stelle liegende Gebilde. Deswegen können wir die oben gestellte Frage an dem vorliegenden Reptilienmaterial nur so beantworten, indem wir sagen, dass hier auf der Zunge nur die Anlagen von drüsenartigen Epitheleinstülpungen während des Embryonallebens gefunden werden. Diese liegen im Gebiet des Tuberculum impar und auf den seitlichen Zungenwülsten, nicht auf dem Gebiet „der primitiven Zunge". Später finden wir dann auf der ganzen Zunge nur die Charaktere der übrigen Mundschleimhaut (Krypten, Schleimzellen etc.), während die Bildung der spezifischen Drüsen teilweise unterdrückt ist, das Tuberculum impar also seine spe-

zielle Beziehung zu jenen Drüsen zu entfalten keine Gelegenheit fand[1]).

Holl (87 b Figur 3) hat eine schöne Abbildung der Oberfläche der Zunge von Lacerta gegeben, an der verschiedene Abschnitte makroskopisch recht deutlich unterschieden werden können. Man sieht dort in einem mittleren Bezirk unregelmässig neben einander gestellte Papillen liegen, während sich zum Rande hin in Leisten angeordnete Papillen in regelmässiger Verteilung anschliessen. Diese beiden Hauptteile der Zungenoberfläche entsprechen aber nicht etwa Teilen, die in der Entwickelungsgeschichte der Zunge sich aneinandergelegt haben, denn die Papillen legen sich zu einer Zeit an, wenn sämtliche zur Zunge zusammentretende Abschnitte schon vollkommen miteinander verschmolzen sind. Beim Weiterwachsen der Zunge müssen natürlich die Randpartien besonders stark wachsen, und jene Papillenreihen, die als blattartige Erhebungen zu erkennen sind, zeigen recht schön die Wachstumsrichtung der betreffenden Teile der Zunge. Diese geht im mittleren und vorderen Abschnitt der Zunge von der medianen Fläche nach rechts und links (lateral), während sie im hinteren Teil deutlich aboral ist, entsprechend den dort hervorwachsenden hinteren Spitzen. Ganz ähnlich fanden wir auch auf der Zungenoberfläche der Salamander jene Wachstumsrichtung angedeutet (Tafelfigur 3).

Bei den Amphibien sahen wir ferner die Beziehungen, die der Musculus genioglossus zu dem präcopularen Mundhöhlenboden hat, sowohl bei Urodelen wie bei Anuren. Bei den Reptilien ist eine Verwischung der primitiven Verhältnisse eingetreten, indem eine deutliche Abgliederung des Genioglossus erst erfolgt,

[1]) Man vergleiche damit aber die Angaben von der Anlage epithelialer Einstülpungen auf der ganzen Zunge mit Ausnahme eines kleinen, hinteren Gebietes.

wenn das Gebiet des Tuberculum impar schon so mit der Zungenanlage verschmolzen ist, dass es nur noch undeutlich abzugrenzen ist. Immerhin können wir wohl sagen, dass die Richtung der ersten Zellreihen des Muskels ungefähr nach der höchsten Erhebung des Gebietes des Tuberculum hinweist. Zu detaillierte Ähnlichkeit dürfen wir hierin zwischen beiden Tierklassen kaum erwarten.

Schliesslich wäre noch der Scheidenbildung der Zunge der Reptilien zu gedenken und zu fragen, ob wir ähnliches bei Amphibien sehen. Der wichtigste Punkt in der Anatomie dieser bei Lacerta muralis rudimentären Scheide war neben der Form, dass Muskelfasern des Genioglossus in sie hineinstrahlten. Bei Urodelen haben wir gewiss keine ihr vergleichbare Bildung. Bei Anuren dagegen wurde bei mehreren Formen auf eine sublinguale Wulstbildung hingewiesen, die ebenfalls Muskelfasern des Musculus genioglossus aufnimmt, die sich zugleich mit der Zunge von dem sublingualen Mundboden abhebt. Wenn auch die Formation, die ihrer Funktion nach wenig verständlich ist, sicher nicht als Scheide für die Zunge bei den untersuchten Batrachiern dient, so dürfen wir sie doch wohl mit der rudimentären Scheide der Lacertiden vergleichen und die Vermutung aussprechen, dass wir bei den Batrachiern eine Bildung in den ersten Anfängen finden, die sich bei den Reptilien in besonderer Weise sehr viel weiter entwickelt hat. Recht auffallend ist die Ähnlichkeit der Wulstbildung von Pelobates mit dem breiten, dicken Wulst, auf dem die Zunge von Phrynosoma cornutum aufliegt. Wenn man mehr Formen auf diese Bildungen hin untersuchen könnte, würde man gewiss allerlei interessante Übergänge finden, und auch die eigenartig gebildete Zunge von Chamaeleo besser verstehen können.

Das Hyobranchialskelett der Amphibien unterscheidet sich sehr beträchtlich von dem der Reptilien. Voll zustimmen kann ich nach meinen Untersuchungen den von Gegenbaur

(98) ausgesprochenen Sätzen: „Der bei den Amphibien aus dem Kiemenskelett entstandene Zungenbeinapparat bewegt seine Zustände bei den Sauropsiden in etwas engeren Grenzen, da von dem gesamten Visceralskelett, wie es bis jetzt den Anschein hat, nur der bleibende Teil zur Anlage gelangt. Das steht damit in Zusammenhang, dass auch nur vorübergehend keine Kiemen mehr auftreten. Die Ontogenese bringt also auch hier nichts, was der Organismus nicht für seinen definitiven Zustand bedarf, und erscheint nicht mit Zeugnissen für dessen Vergangenheit belastet." Auf einzelne Punkte der Entwickelung des Visceralskelettes brauche ich hier natürlich nicht mehr einzugehen. In den überhaupt angelegten Bogenstücken zeigt sich bei Lacerta doch ein bei primitiven Verhältnissen beharrender Zustand, der sehr von den komplizierten Umbildungsprozessen des Zungenbeins der Anuren abweicht, und sich entschieden mehr an die definitiven Formen der Urodelen anlehnt. Nur der Processus entoglossus ist eine den Reptilien eigene Bildung, der an die bei Fischen vorhandene Formation erinnert. Dieser Processus sitzt auf dem verbreiterten medianen Stück, an das die zweiten, dritten und vierten Bogen herantreten. Dieses letztere ist sicher, wie auch Gegenbaur meint als Basibranchiale aufzufassen. Ob der Processus entoglossus ein Glossohyale darstellt, das mit der Copula in Konkrescenz begriffen ist, lässt Gegenbaur unentschieden. Die Thatsache, dass in der ganzen Entwickelung die Copula mit dem Processus entoglossus immer eine einheitliche Masse bildet, die niemals eine Gliederung erkennen lässt, und der Umstand, dass nachgewiesenermassen Teile des ursprünglichen Körpers der Copula während des Wachstums zum hinteren Ende des Processus umgewandelt werden, scheint eher gegen jene Annahme zu sprechen. Bei Lacerta ist dieser Processus das einzige Binnenskelett der Zunge, bei Urodelen fanden wir zwei kleine paarige Fortsätze der Copula, Processus hyoideus anterior (Hypohyale) und posterior,

die jedenfalls keine entsprechende Vertretung bei den Lacertiden haben.

Die Beziehung des Hyobranchialskelettes der Lacerten zum Kehlkopf, die ebenfalls erwähnt wurde, ist wie Gegenbaur hervorhebt, eine Neueinrichtung dieser Reptilen. Ob der aborale, niemals Knorpelsubstanz ausbildende Fortsatz der Copula zum Larynx hin, den wir bei Lacerta mehrfach fanden, mit dem Zungenbeinstiel der Urodelen zu vergleichen ist, erscheint zweifelhaft.

Zusammenfassung.

I. Entwickelung der Form der Zunge.

1. Die für die Entwickelung der Zunge in Betracht kommende Gegend des Vorderdarmes weist sechs Paare von Visceralbogen auf, die von teilweise durchgängigen Visceraltaschen oder -Spalten von einander geschieden sind. Der sechste Visceralbogen (die Zählung beginnt an der Mundöffnung) ist aboralwärts nicht durch eine Tasche begrenzt. Die zweiten bis sechsten Bogen sind in der Medianlinie durch eine oral verdickte Leiste vereint, die man als Copula bezeichnen kann. Vor dem oralen Ende dieser Copula liegt die mediane Thyreoideaanlage, also in einem Gebiet zwischen zweitem und erstem Schlundbogen, aber doch nahe am oralen Rande der Gegend des zweiten Bogens.

Vor dieser Thyreoideaanlage liegt zwischen den sich in die Mundhöhle etwas vorwölbenden ersten Schlundbogen ein kleines planes Feld, das weiterhin bei der Entwickelung der Zunge eine wesentliche Rolle spielt.

2. Dieses interbranchiale Feld wird im Laufe der Entwickelung zu einem kleinen Höcker umgestaltet, Tuberculum

impar, das bald einen medianen stärker hervorspringenden Teil erkennen lässt, an den sich jederseits lateral zugespitzte Flügel ansetzen, die sich dann im Niveau der ersten Schlundtasche verlieren.

3. Bald darauf (der Zeitpunkt ist nicht an ein ganz genau bestimmtes Stadium gebunden) verschmilzt der aborale Teil des Tuberculum impar mit dem oralen Rande der Copula und eine median sich oralwärts ausbildende Spitze des Tuberculum schiebt sich in den Spalt, der die beiden ersten Bogen von einander trennt, vor, sodass auch die ersten Bogen durch eine mediane Leiste von einander geschieden sind.

Es erstreckt sich dann also zu einer gewissen Zeit vom oralen Rande des Unterkiefers eine mediane kontinuierliche Leiste bis in die Gegend der sechsten Schlundbogen.

4. Unterdessen hat sich von dem dorsalen Gebiet der ersten Schlundbogen lateral von der eben beschriebenen Leiste je ein rundlicher Teil abgegrenzt, der sich jederseits aboralwärts an den oralen Rand der Flügel des Tuberculum impar anlegt, medial sich immer inniger an die mediane Leiste anschmiegt und sich lateralwärts von den anderen Teilen des ersten Bogens durch eine allmählich sich vertiefende Furche abgrenzt. Diese wulstartigen Erhebungen sind bezeichnet worden als seitliche Zungenwülste.

5. Das eben genannte Gebiet der lateralen Zungenwülste und das des Tuberculum impar zeichnet sich nun weiterhin durch unverhältnismässig starkes Wachstum aus im Vergleich mit dem aboralwärts liegenden eigentlichen Kiemengebiet, das sogar Veränderungen im Sinne einer Reduktion der Zahl und Grösse der einzelnen Bogen durchmacht. (Genaueres i. Text.)

6. Verhältnismässig lange bleiben wohlentwickelt und deutlich die zweiten und dritten Bogen, während die vierten weniger

schnell, die fünften sehr schnell reduziert werden, ja fast vollständig verschwinden. Die sechsten Bogen jedoch nehmen an Grösse zu, um als Arytänoidwülste den Kehlkopfeingang zu begrenzen.

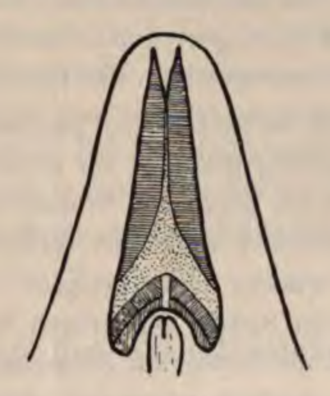
7. Während dieser Neubildungen erleidet die ganze in Betracht kommende Gegend, ungefähr im Gebiet des Tuberculum impar (sicher kann dieses schon nicht mehr begrenzt werden) eine fast rechtwinklige Knickung; der Scheitel des Winkels ist dorsal gerichtet. Diese Knickung gleicht sich aber in den nun folgenden Entwickelungsstadien immer mehr aus, bis später die Zungengegend wieder gestreckt ist, wie beim erwachsenen Tier.

8. Die zuerst noch ziemlich deutliche Abgrenzung der Gegend des Tuberculum impar gegen die seitlichen Zungenwülste und die oralen Partien der zweiten Schlundbogen wird immer undeutlicher. Dagegen wird die Abgrenzung einer medianen Masse, die die eigentliche Zunge liefert, gegen die lateralen Teile der Visceralbogen, die sich zum Mundboden zu planieren beginnen, immer schärfer.

9. Die Reduktion der Gebiete der vierten und fünften Schlundbogen lässt ein oralwärts gerichtetes Höhersteigen des Kehlkopfeinganges (sechste Bogen) zustande kommen. Dieser schiebt sich soweit nach vorn, dass er allmählich in die Region der aboralen Enden der nach hinten stark divergierenden (also nicht mehr frontal wie zuerst verlaufenden) dritten, ja sogar zweiten Bogen zu liegen kommt (cf. Tafelfigur 24).

10. Entsprechend der Breite des vorderen, oralen Teiles der Zungenanlage, die durch die Falten an dem lateralen Rande der seitlichen Zungenwülste gut und scharf abgegrenzt ist, entwickelt sich nun auch jederseits eine Falte, die vom zweiten und vom dritten Bogen die Partien abschneiden, die fernerhin zum Mundboden gehören und zur Zunge verwendet werden (Tafelfigur 22).

11. Sobald dies erfolgt, die seitliche Abgrenzung der Zunge also gegeben ist, ist es unmöglich die einzelnen Visceralbogen selbst weiterhin zu erkennen, da die Taschen, die allmählich schon sehr flach geworden sind, immer mehr verschwinden. Da der Kehlkopfeingang bei der Weiterentwickelung noch immer mehr sich oralwärts vorschiebt, so ist es wahrscheinlich, dass der Platz auf Kosten und durch die Reduktion eines Teiles der dritten Visceralbogen gewonnen wird.



Textfigur 53.

Diese schematische Abbildung soll demonstrieren, wie sich die einzelnen Gebiete der Schlundbogen, die die Zunge bilden, in die Masse der fertigen Zunge teilen. Die Grenzen sind nicht nach bestimmten Gesetzen eingezeichnet, denn die Darstellung im Text hat ja gezeigt, dass die exakte Abgrenzung der einzenen Bogengebiete unmöglich ist; aber ungefähr mögen die Trennungslinien wenigstens mit dem wirklichen Verhalten übereinstimmen. Zur Einzeichnung wurden die Konturen einer erwachsenen Eidechsenzunge bei viermaliger Vergrösserung benutzt. Die horizontal schraffierten Gebiete zeigen den Anteil der seitlichen Zungenwülste an der Bildung der Zunge. Das punktierte Mittelfeld ist das Gebiet des Tuberculum impar. Die schräg schraffierten Teile bezeichnen den in die Zunge einbezogenen zweiten Bogen; die vertikal schraffierten hintersten Abschnitte den Teil des für die Zunge verwerteten dritten Bogens. Der zwischen diesen beiden Teilen frei gelassene kleine Bezirk deutet die Copula dieser beiden Bogen an.

12. Wir sagen demnach: der hintere Teil der Zunge wird sicher von den medianen Teilen der zweiten und von einem Teil der dritten Schlundbogen gebildet. Der bei weitem grössere vordere Teil der Zunge wird unmittelbar angrenzend an die schon erörterten von sämtlichen Abschnitten des Tuberculum impar und von den sich an dessen Umbildungen anschmiegenden seitlichen Zungenwülsten, die als abgegliederte dorsale, also

in die Mundhöhle schauende Teile des ersten Schlundbogens aufzufassen sind, geliefert. Selbstverständlich ist dabei miteinbegriffen das Gebiet der zu den Bogen gehörigen Copula (zweite und dritte Bogen) an deren oralem Ende sich der mediane Teil des Tuberculum impar anlegt, der bis zur Spitze der Zungenanlage reicht. Zur Erläuterung der Zusammensetzung der Zunge aus den verschiedenen Abschnitten der Visceralbogengegend dient die schematische Zungenzeichnung der Textfigur 53, in der die einzelnen Teile des Mundbodens, die sich an der Ausbildung des Organs beteiligen, durch verschiedene Ausfüllung hervorgehoben sind (näheres s. in der Figurenerklärung).

13. Bis jetzt liegt die ganze Anlage platt dem Mundboden auf; die weitere Entwickelung geschieht vor allem dadurch, dass die Zunge über die bisher gegebenen Grenzen hinauswächst. Zunächst wachsen die oralen Enden der beiden seitlichen Zungenwülste über die zwischen ihnen gelegene Copulaleiste hinaus und bilden die beiden Spitzen der fertigen Zunge. In ähnlicher Weise bilden sich die beiden am Zungenrande hinten befindlichen Zacken aus. Zugleich grenzt sich seitlich die Zunge vom Mundboden schärfer ab, indem die schon vorhandenen Furchen am Seitenrande der Zungenanlage tiefer werden, und die lateralen Gebiete der Zunge sich über die ursprüngliche Grenze hinauswölben.

14. Durch das Vorwachsen der Zungenspitzen kommt ein Teil der Copulaleiste an die sich damit zugleich ausbildende freie Unterfläche zu liegen (denn so lange die ganze Zungenanlage platt auf den Mundboden aufliegt, kann man auch nicht von einer unteren Fläche der Zunge reden). Dort bleibt sie als das mehr oder weniger deutliche Frenulum linguae bestehen.

15. Das Freiwerden des vorderen Teiles der sehr in die Länge wachsenden Zunge geschieht jedoch nicht nur durch das Herauswachsen über die Unterlage hinweg, sondern es trennt

auch noch eine horizontal, also annähernd parallel zum Dorsum linguae verlaufende Falte ein zwischen jenen lateralen Falten liegendes Stück des definitiven Mundbodens von der Zunge ab; da wo die Trennung der Zunge vom Mundboden nun nicht weiter erfolgt, hört diese Falte nicht vollständig auf, sondern macht am Seitenrande der Zunge nur seichte Einkerbungen. Wir finden dann also vorn unter dem freien Teil der Zunge ein nach dem Kieferbogen hin zugespitztes Stück, das nach hinten zu sich verbreitert, an dem festgewachsenen Teil der Zunge in ihren Seitenrand übergeht und dort bis nahe an den hinteren Zungenrand, durch eine Falte abgegrenzt, zu verfolgen ist. Wir haben dies Gebilde als eine unvollkommen ausgebildete Scheide der Zunge aufzufassen, das aber beim ganz jungen Tiere und beim Embryo mächtiger entwickelt ist, als beim erwachsenen. Damit ist dann die Form der Zunge ausgebildet.

II. Entwickelung des Skelettsystemes der Zunge.

1. Sobald die Anlage von Knorpeln als verdicktes embryonales Gewebe zu erkennen ist, lässt sich im zweiten, dritten und vierten Visceralbogen je eine Knorpelspange konstatieren, die scheinbar zu derselben Zeit auftreten. Sie vereinen sich alle in der Mediangegend zu einer breiten Platte, mit der sie kontinuierlich zusammenhängen. Von dieser Platte geht ein oralwärts gerichteter langer Fortsatz aus, der als Anlage des Processus entoglossus zu erkennen ist. Aboralwärts geht von dieser Platte, ebenfalls in der Medianlinie gelegen, ein Strang desselben Gewebes zum Aditus laryngis hin. Die Knorpelanlagen der Bogen stehen in frontaler Richtung. Im fünften Bogen sind keine Knorpelanlagen zu erkennen.

2. Die geschilderte Anlage enthält sämtliche Teile des ausgebildeten Visceralskelettes, das nur noch geringe Umwandlungen

durchzumachen hat. Im weiteren Verlauf der Entwickelung ändert sich die Stellung der Knorpelspangen in dem Sinne, dass sie allmählich die frontale Stellung verlassen und in schräger Richtung von hinten lateral nach der mittleren Platte (Copula) hin konvergieren.

3. Die Knorpel der zweiten und dritten Bogen überragen an Längenausdehnung sehr bald beträchtlich die der vierten. Sobald Knorpelgrundsubstanz in diesem Skelett aufgetreten ist, verkleinert sich relativ bedeutend die Copulaplatte, namentlich im oral-aboralen Durchmesser und mit dem oralwärts gerichteten Vorrücken des Kehlkopfeinganges verringert sich immer mehr die Chondroblastemmasse, die sich aboral an die Copula anschloss.

4. Der Knorpel des dritten Schlundbogens zeigt, so wie hyaline Grundsubstanz erkennbar ist, dicht an seinem medialen Ende eine deutliche dauernde Abgliederung von der Copula, die nur bindegewebig mit ihm verbunden ist.

5. Der Processus entoglossus, der ursprünglich durchaus an der dorsalen Seite der Zungenanlage zu finden ist, verändert diese Lage im Laufe der weiteren Ausbildung dahin, dass er nur im hintersten Abschnitt der Zunge annähernd so wie früher liegen bleibt, während der vordere Abschnitt durch den sich in die Mundhöhle vorwölbenden Zungenrücken mehr nach dem ventralen Teil der Zunge hin verdrängt wird (Ursache hiervon sind die sich mächtig dorsalwärts entwickelten Muskeln).

6. Die Verlagerung der ganzen Skelettanlage während des Wachstums der Zunge zeigen am besten die Textfiguren 52a bis d, auf die hier verwiesen werden mag.

III. Entwickelung der Muskeln der Zunge.

1. Die erste Anlage der Muskulatur, die innerhalb der Zungenanlage zu finden ist, besteht aus einem einheitlichen

Strang von Muskelbildungsgewebe, an dessen lateraler Seite der hinzutretende N. hypoglossus liegt. Dieser Strang strahlt nach der Stelle der Zungenanlage zu, wo sich ungefähr das Tuberculum impar befindet, ohne aber die Oberfläche zu erreichen.

2. Bald gliedert sich dieser einheitliche Strang in zwei Abteilungen, eine dorsale, aus der der Hyoglossus wird und eine ventrale, die Material für den Geniohyoideus liefert. Zugleich macht sich ein gestreckterer Verlauf dieser Anlagen bemerkbar (namentlich beim Genioglossus), sodass sie mehr der Oberfläche der Zunge parallel verlaufen.

3. Zwischen dem oralen Ende des Hyoglossus und des Geniohyoideus findet sich dann später die Anlage des Genioglossus, der, vom Geniohyoideus oral und dorsal sich abgliedernd, in der Richtung nach dem Zungenrücken zu auszuwachsen beginnt.

4. Der Geniohyoideus gewinnt Beziehung zur Unterkieferlage (seinem Ansatzpunkt), ebenso wie der Genioglossus, der dort entspringt.

Die Zungenbeinhörner nehmen dann die von ihnen entspringenden Muskelfasern auf und geben so eine feste Grenze für die Musculi geniohyoidei und hyoglossi. Der Genioglossus breitet sich entsprechend seinem späteren Verhalten fächerförmig aus.

6. Der Hyoglossus wird von einer rinnenförmigen, dorsalwärts, offenen cirkulären Scheide von Muskelfasern umgeben, die vom Genioglossus geliefert werden. Ebenso scheint der grösste Teil des M. transversalis linguae von diesem Muskel geliefert zu werden. Mit beiden Muskelarten hängen die ursprünglichen Genioglossusfasern teilweise dauernd zusammen.

Auch für den Processus entoglossus des Zungenbeines wird eine muskulöse Scheide von dem genannten Muskel geliefert. Der Longitudinalis linguae wird von der dorsalen Seite des Hyoglossus abgegliedert.

IV. Nerven der Zunge.

1. Im ersten Schlundbogen liegt der dritte Ast des Trigeminus, der den Ramus lingualis zur Zunge sendet. Im zweiten Bogen der Facialis, der die Chorda tympani zum Trigeminus-Ast schickt. Im dritten Bogen liegt der N. glossopharyngeus, der dicht neben dem N. hypoglossus verläuft und bei Lacerta gesondert in die Zunge tritt.

Der N. hypoglossus liegt zuerst lateral von dem Zungenmuskelstrang, tritt dann aber in die Muskelanlage, von der er umwachsen wird, und folgt dann den sich entwickelnden Muskeln.

V. Drüsen der Zunge.

Auf dem grössten Teil des papillentragenden Abschnittes der Zunge (cf. Fig. 47) zeigen sich während der Entwickelung epitheliale Einsenkungen, die wie Drüsenanlagen aussehen und die Vertiefungen auf der Oberfläche der erwachsenen Zunge erzeugen, die mit secernierenden Zellen ausgekleidet sind. Darin, dass diese Organe bei Lacerta muralis viel weniger kräftig ausgebildet sind als bei manchen anderen Reptilien, glaubte man einen Grund zu finden, sie nicht als Drüsen aufzufassen, die sie ihrer Funktion nach sicher sind (näheres im Text). Die Sublingualdrüsen entwickeln sich als viele einzelne Drüsenabteilungen selbständig nebeneinander, in derselben Anzahl, wie beim ausgebildeten Tier selbständige Ausführungsgänge da sind (über die beiden Arten von Sublingualdrüsen cf. Text).

VI. Wachstum der Zunge.

1. Wann die Zunge als solche sich anlegt, ist schwer zu sagen, da ganz allmählich einzelne Abschnitte durch bestimmte

Differenzierungen des Visceralbogengebietes geliefert werden. Von dem Wachstum der Zunge kann man erst reden, wenn dies Organ im grossen und ganzen fertig umgrenzt ist. Trotzdem machen sich die Anfänge der später deutlich in die Augen tretenden Wachstumserscheinungen schon früh kenntlich.

2. Während ursprünglich die ganze in Betracht kommende Gegend annähernd in einer Ebene liegt, zeigt sich später, wenn die wichtigsten Teile der Zunge schon erkennbar sind, eine Knickung ungefähr in dem Gebiete des Tuberculum impar, so dass dort ein oral von ihm gelegener Teil der Zunge mit den aboral von ihm liegenden in einen Winkel, der etwas grösser als ein Rechter ist, zusammenstossen.

Es ist wahrscheinlich, dass diese Biegung durch den so mächtig sich vergrössernden vorderen Teil der Zunge veranlasst ist; ob diese Gestaltung aber auch noch phylogenetische Bedeutung hat, lassen wir dahingestellt.

3. Durch das enorm starke Wachsen des oralen Gebietes der Zunge, das namentlich die Derivate des Tuberculum impar und der seitlichen Zungenwülste betrifft, wird zugleich die ganze Zunge in oraler Richtung verschoben, wie das am deutlichsten sich in der Betrachtung der Textfiguren 52a bis d zeigt, die jede weitere Besprechung überflüssig machen.

VII. Vergleichung der Reptilienzunge mit der Zunge niederer Vertebraten.

1. Bei der Vergleichung der Lacertazunge mit der Urodelen- und Amphibienzunge hat sich ergeben, dass die Reptilienzunge ein sehr viel weiter entwickeltes Organ ist als die jener niederen Species und dass auch in dieser Hinsicht beide Klassen eine fast unausfüllbare Kluft trennt.

2. Bei den Amphibien besteht die Zunge im wesentlichen aus dem vorderen Abschnitt der Copulagegend der primitiven (fischzungenähnlichen) Zunge der Larven, der sich ein ursprünglich getrennt liegendes Gebiet angegliedert hat, das zwischen Copula und Unterkiefer liegt und das dann den Hauptteil der definitiven Zunge bildet.

Auch bei Lacerta wird der vordere Teil der Copula und der vor ihr bis zum Unterkieferbogen reichende Abschnitt des Mundbodens (Tuberculum impar) zur Zunge verwendet. Dazu kommt aber auch ein medialer Abschnitt des zweiten, ein kleinerer des dritten und die so überaus mächtigen seitlichen Zungenwülste, die Abgliederungen des ersten Visceralbogens sind. Letzterer Umstand bedingt dann, das ein neuer Nerv zur Zunge hinzutritt, der den Amphibien fehlt, der Ast des Trigeminus.

3. Die bei einigen Anuren beschriebene sublinguale Wulstbildung konnte hinsichtlich der Endigung von Fasern des M. hyoglossus mit der „Scheidenbildung" bei Reptilienzungen verglichen werden.

Weitere Einzelheiten der Vergleichung der Muskeln, Drüsen und Knorpel der Zunge sind in dem der Vergleichung gewidmeten Kapitel nachzusehen, das noch eine beträchtliche Erweiterung nach Kenntnis der höheren Tierklassen erfahren wird.

Göttingen, 6. November 1900.

Erklärung der Tafelfiguren.

Figur 1. Rekonstruktion des vorderen Teiles des Unterkiefers und der primitiven Zunge (p. Z.) einer Larve von Salamandra maculata (ca. 50 mm lang). Zwischen dem vorderen Rande der primitiven Zunge und dem hinteren Rande des Unterkiefers liegt das drüsentragende Feld, das ungefähr vierseitige Gestalt hat. Die vordere lange Seite liegt durch eine Falte abgegrenzt dem Unterkiefer an. Die hintere lange Seite an dem abgestutzten vorderen Ende der primitiven Zunge; die beiden kurzen Seitenflächen liegen ebenfalls dem Unterkiefer an, sind von ihm jedoch durch zwei ziemlich tiefe Falten getrennt. Nicht bei allen Tieren sind diese Falten so deutlich ausgeprägt. Die beiden Pfeile deuten die Stelle an, in der ein Querschnitt gemacht wurde, der in der Textfigur 3 wiedergegeben ist. Vergröss. ca. 15fach.

Figur 2. Zeichnung des Mundbodens einer Salamanderlarve mit primitiver Zunge; die schwarzumzogene Stelle giebt die Ausdehnung des Drüsenfeldes am Mundboden an. Vergröss. ca. 4fach.

Figur 3. Zeichnung der fertigen Zunge mit dem Mundboden und Unterkiefer einer erwachsenen Salamandra maculosa. An der Zunge sind in der Mitte die ungeordneten Papillen, am Rande deutlich die Papillenreihen zu sehen. Am hinteren Rande ist ein Stück (a) von einer schwarzen Linie umzogen, das ungefähr die Gegend der kryptentragenden Schleimhaut angiebt, die ehemals dem Gebiet der primitiven Zunge angehörte. Hinter der Zunge der Kehlkopfeingang. Vergröss. 4fach.

Figur 4. Rekonstruktion eines Hyobranchialskelettes mit Unterkieferbogen einer Larve von Salamandra maculata von 29 mm Länge (Rek. bei 30facher Vergrösserung, Zeichnung in 15facher Vergrösserung). Die punktierte Linie hinter dem Unterkieferbogen giebt den vorderen Grenzkontur der primitiven Zunge an. Ansicht von der dorsalen Fläche aus. St. = Zungenbeinstiel. K = Kehlkopfknorpel. Sonstige Erklärung im Text.

Die schraffierten Stellen bedeuten Schnittflächen.

Figur 5. Dasselbe Skelett wie in Figur 1 von der ventralen Fläche aus gesehen.

Figur 6. Hyobranchialskelett einer Larve von Salamandra maculata von 50 mm Länge. Die Rekonstruktion wurde in 25facher Vergrösserung ausgeführt, die Zeichnung giebt davon die halbe Grösse. Ansicht von der dorsalen Fläche aus. Bei a ein accessorisches Knorpelstückchen: Hypobranchiale des fünften Visceralbogens (dritten Kiemenbogens). Näheres im Text. Die schraffierten Stellen bezeichnen Schnittflächen.

Figur 7. Bildet eine Ergänzung der Textfiguren. Rekonstruktion des oralen Endes des Hyobranchialskelettes einer fast fertigen Tritonlarve, von der ventralen Seite und etwas von oben (oral) her gesehen. Cop = Copula (Basibranchiale), an die sich unten die Hypobranchialia III und IV anlegen (III. IV). Lateral von ihnen die mächtig verbreiterten Keratohyalia (Hy), die an ihrer Spitze durch einen bindegewebigen Zug (B. g.) mit dem Hypohyale (Hyp) vereinigt sind, das noch mit der Copula verbunden ist. Dieses Hypohyale hat hier bei der Tritonlarve ungefähr die Lage wie beim ausgewachsenen Salamander. Bei Triton geht es im Laufe der weiteren Entwickelung fast vollkommen zu Grunde, nur ein ganz kleines isoliertes Knorpelstück ist später an seiner Stelle. Aboralwärts von diesen Hypohyalia entspringen die neu aufgetretenen Processus hyoidei (posteriores) (P. h.) mit einer ventralen Wurzel von der Copula und einer dorsalen, die durch ein median liegendes unpaares Knorpelstückchen verbunden sind (a). Zwischen der so gebildeten dorsalen Spange und der Copula bleibt hier ein Loch, durch das man in der Abbildung hindurchsieht.

Beim ausgebildeten Tiere sind die an beiden Seiten von a befindlichen Grenzlinien nicht mehr zu sehen, die beiden Processus hyoidei sind durch eine kontinuierliche Knorpelspange in Zusammenhang.

Figur 8. Rekonstruktion des vorderen Teiles des Mundbodens einer Larve von Alytes obstetricans (Stadium I). In 80 facher Vergrösserung wurde die Rekonstruktion angefertigt; die Zeichnung giebt das Modell bei 40facher Vergrösserung wieder. Am mächtigsten sind die ersten Schlundbogen entwickelt, auf die dann die zweiten bis fünften folgen, während links nur vier getroffen sind. Die Bogen sind von 1—5 bezeichnet. Hinter dem ersten Bogenpaare liegt in der Mittellinie die mit Thyr. bezeichnete mediane Thyreoideaanlage. Nach hinten von ihr kommt das mesobranchiale Feld, das, aboralwärts breiter werdend, die Bogen in der Mitte voneinander trennt. Es ist etwas in die Rachenhöhle vorgewölbt. Die hinteren Bogen konvergieren stärker als die vorderen und sind hier am Boden der Mundhöhle kürzer.

Figur 9. Rekonstruktion des vorderen Teiles des Mundbodens mit Unterkiefer von einer Larve von Alytes obstetricans (Stadium III). Die sich in der Mittellinie mit ihren Wülsten berührenden Unterkieferbogen sind mit 1 bezeichnet. Hinter ihnen liegt die primitive Zunge des Tieres, die durch eine Furche von jenen Bogen abgegrenzt ist. Sie nimmt den ganzen Raum zwischen den Unterkiefern ein. Ihre Spitze ist leicht eingekerbt. Die mediane Thy-

reoideaanlage ist nicht mehr zu sehen, da sie von der Spitze der primitiven Zunge bedeckt wird. Vergrösserung 40 fach.

Figur 10. Rekonstruktion des Mundboden einer Larve von Alytes obstetricans (Stadium IV). Vergrösserung des Modells 80; der Zeichnung 40. Man blickt von oben (dorsal auf den Boden des vorderen Abschnittes der Mundhöhle, rechts und links sind die Schnittflächen weiss gelassen, die hier so schmal sind, da nur das Epithel rekonstruiert wurde. Vorn bezeichnen die beiden Unterkieferwülste (UK) die Mundöffnung. Von diesen gelangt man dann nach hinten zu einem allmählich breiter werdenden Felde, an dessen Rande zahlreiche Papillen rechts und links sitzen. Nun verbreitert sich die ganze Mundhöhlengegend nach hinten sehr stark und auf ihr befindet sich eine Erhebung — die Zungenanlage. Die orale Spitze dieser Anlage ist bezeichnet durch zwei dicht neben einander stehende Zotten. Von hier aus lässt sich der Rand dieser Erhebung im Mundboden nach beiden Seiten in einem nach aussen konvexen Bogen aboralwärts verfolgen. Am hinteren Teile dieses Randes sitzen mehrere Papillen. Hinter den vorher erwähnten Zotten liegen auf der mittleren Erhebung des Mundbodens zwei Wülste, die in der Medianlinie durch eine seichte Furche von einander getrennt sind. Diese Wülste sind durch die dicht unter dem Epithel liegende Knorpelmassen der Hyalia erzeugt.

Figur 11. Rekonstruktion des Hyobranchialskelettes von einer Larve von Alytes obstetricans (Stadium IV). Vergrösserung der Rekonstruktion 50 fach, der Abbildung 25 fach; angefertigt von Dr. Märtens. Die Ansicht ist von der dorsalen Seite her. Die Hyalia sind durch die Pars reuniens geschieden, in die sich die Copula von hinten her hineinschiebt. Diese Copula (B) ist in der Rekonstruktion in dieser Ansicht nicht so deutlich abzugrenzen, wie hier an der Zeichnung, wo die Konturen durch eine schwarze Linie angegeben sind, die nach der Betrachtung des Präparates von der ventralen Seite her eingezeichnet ist. In der vorderen Incisur des Hyalia, zwischen ihren Processus anteriores (p. a.) liegt die Copula A als dreiseitiges, ziemlich grosses Knorpelstückchen. Die Branchialknorpel, die durch die Plana branchialia (p. br.) zusammenhängen, sind mit den Zahlen 3—6 bezeichnet.

Figur 12. Rekonstruktion eines vorderen, die primitive Zunge enthaltenden Mundbodenabschnittes einer Larve von Alytes obstetricans (Stadium VIII). Wieder ist nur das Epithel rekonstruiert, dessen Schnittflächen weiss gelassen sind. Vergrösserung des Modells 1 : 50 der Abbildung 1 : 25. Von dem vorderen Teil des Mundhöhleneinganges ist ein Stück abgeschnitten, sodass also nur der zungenwärts gelegene Abschnitt dieser rüsselartigen Bildung dargestellt ist. Zwischen ihr und der oralen stumpfen Spitze der primitiven Zunge liegt ein leicht gewölbtes Mundbodengebiet, das später mit zur Ausbildung der definitiven Zunge verwendet wird. Die primitive Zunge besitzt nahe ihrer vorderen Spitze Papillen, von denen zwei denen der vorigen Stadien entsprechen. Die beiden Wülste, die den hinteren paarigen Teil der primitiven Zunge bilden, sind durch eine Rinne voneinander getrennt. Eine eben deut-

lich querverlaufende Niveaudifferenz kennzeichnet die Stelle, wo sich nun die aborale Begrenzung der Zunge auszubilden beginnt. (*)

Figur 13. Rekonstruktion des vorderen Teiles der Hyalia von derselben Larve von Alytes obstetricans, von der die in Tafelfigur 12 abgebildeten Rekonstruktion stammt, (Stadium VIII) von der dorsalen Seite her gesehen. In der Incisur zwischen den Processus anteriores (p. a.) liegt die Copula a, die hier auf der Höhe ihrer Ausbildung ist (cop. a). An ihrem aboralen Rande ist deutlich eine seichte Einkerbung bemerkbar, die in eine mediane Rinne nach vorn zu verläuft. Die Copula b, deren Konturen durch die schwarze Linie angegeben sind, erstreckt sich bis zum oralen Rande der Pars reuniens der Hyalia. Die Schnittfläche ist durch Punkte markiert. Vergrösserung der Rekonstruktion ist 1 : 50, die Abbildung ist ein Viertel so gross.

Figur 14. Stadium IX Alytes obstetricans. Rekonstruktion der primitiven Zunge und der zwischen ihr und dem Unterkiefer gelegenen Gegend. Die Schnittflächen sind wieder weiss gelassen. Die primitive Zunge besitzt noch immer die beiden bekannten Zotten. Sie liegen jetzt nicht so dicht am vorderen, oralen Rande der Zungenanlage, weil das Modell etwas von vorn gesehen gezeichnet ist, und weil auch der vordere Abhang in der That weniger steil nach dem Unterkiefer zu abfällt. Seitlich und hinten ist die primitive Zunge deutlich durch eine tiefe Furche abgegrenzt. Oral von der primitiven Zunge liegt ein breiter, den ganzen Boden der Mundhöhle einnehmender Wulst, der zwei mediale Höcker zeigt, die durch eine seichte Furche voneinander geschieden werden. In diese Höcker strahlen die aboralen Enden der Anlagen des Musculus genioglossus ein. Fast das ganze Gebiet des Wulstes vor der primitiven Zunge wird für die Vervollständigung dieser zur definitiven Zunge verwendet.

Figur 15. Rekonstruktion des Mundhöhlenbodens eines Embryo von Lacerta muralis (Stadium I.) bei 100facher Vergrösserung, gezeichnet bei 50facher Vergrösserung. Der weiss gelassene Rand der Abbildung kennzeichnet die Schnittfläche, durch die der dorsale Teil der betreffenden Gegend entfernt ist, um einen möglichst freien Überblick auf die im Text beschriebenen Teile zu gewähren. 1. 2. 3. bezeichnen die erkennbaren, durch Taschen abgegrenzten Visceralbogenpaare. Die dritte Tasche ist nur eben angedeutet. Zwischen den ersten beiden Paaren liegt die mediane Rinne, die oralwärts durch eine kleine quergestellte Membran begrenzt ist. Zwischen den dritten Paaren liegt der dicke, rundliche Herzwulst.

Figur 16. Kiemengegend eines Embryo von Lacerta muralis (Stadium II), Vergrösserung wie vorher. 1 2 3 4 bezeichnen wieder die Visceralbogenpaare. Der schwarze Punkt in der Medianlinie hinter den ersten Bogenpaaren bezeichnet die mediane unpaare Anlage der Glandula thyreoidea. Hinter ihr liegt ein kleines Feld, das die erste Andeutung einer Copula zwischen den zweiten Bogenpaaren ist. Hinter diesem liegt die tiefe mediane Rinne, die den grössten Teil der zweiten und die dritten Bogen trennt. Nach unten setzt sie sich in das hier als runde Öffnung sichtbare Darmrohr fort. Die vierte Schlundtasche grenzt jetzt aboral die vierten Schlundbogen ab.

Figur 17. Kiemengegend von einem Embryo von Lacerta muralis (Stadium VI). Vergrösserung wie vorher. Die Zahlen 1—6 bezeichnen wieder die Schlundbogen. Hinter den schon recht kräftig entwickelten ersten Bogen liegt das plane Feld, hinter dem die mediane Thyreoideaanlage durch einen kleinen Punkt bezeichnet ist. Die Copula ragt als mächtiger Wulst rundlich hervor, von ihr grenzen sich etwas die zweiten Bogen ab, zu ihr heran treten aber die dritten; hinter der Copula beginnt die mediane Leiste (Herzleiste), die in der Tiefe einer flachen Rinne liegt, die gegen die medialen Enden der vierten und fünften Bogen durch eine diese Bogen dort verbindende Leiste abgegrenzt ist. Nach unten hin verliert sich die Rinne und die mediane Leiste in dem Darmrohr, dessen dorsale Wand hier auch entfernt ist.

Figur 18. Kiemengegend von einem Embryo von Lacerta muralis (Stadium VII). Vergrösserung wie vorher. Die Zahlen 1—6 bezeichen die Schlundbogenpaare. An den ersten Bogen sind deutlich erkennbar die beiden medialen Wülste, die sich von diesen Bogen abzugliedern beginnen, die weiter hin als seitliche Zungenwülste von grosser Bedeutung sind. Aus dem planen medianen Feld ist nun das deutlich vorspringende Tuberculum impar geworden, das sich oral an die ersten Bogen, aboral an die Copula anlegt; dort liegt die durch einen Punkt bezeichnete mediane Thyreoideaanlage. Die zweiten Bogen stehen mehr der frontalen Ebene genähert als in Figur 17; die Copula zwischen ihnen und den folgenden dritten Bogen ist sehr schmal geworden; sie ist gegen die zweiten Bogen durch eine deutlicher gewordene Rinne abgesetzt.

Figur 19. Rekonstruktion des Mundbodens von einem Embryo von Lacerta muralis (Stadium IX). Vergrösserung wie vorher. Die ersten Schlundbogen zeigen in dieser Ansicht keine mediane Spalte mehr. In diese ist vielmehr die vordere Spitze des sehr stark vergrösserten Tuberculum impar hineingewachsen, an die sich die seitlichen Zungenwülste, die sich, wie die Figur 18 zeigt, von den Unterkieferbogen abgegliedert haben, breit angelegt haben. Die seitliche Verbreiterung des Tuberculum nach den ersten Schlundtaschen hin ist zu erkennen. Aboralwärts legt sich die hintere Spitze des Tuberculum an die mediane Copula, die als etwas nach hinten verbreiterte Leiste bis zum Gebiet der vierten Schlundbogen hin zu verfolgen ist. Die zweiten und ein Teil der dritten Bogen sind von der Kopulargegend durch eine vertiefte Furche abgegrenzt und sind ihrerseits medial durch eine deutliche Leiste verbunden. Die vierten Bogen verhalten sich ähnlich wie in der vorigen Figur, die fünften Bogen sind sehr klein und schon deutlich in der Rückbildung begriffen. Die sechsten Bogen beginnen die charakteristische Gestalt der Arytänoidwülste anzunehmen. Die dorsale Wand des Darmrohres ist, wie die Schnittfläche zeigt, entfernt worden; die tiefe Rinne am untersten Ende der Zeichnung stellt den zukünftigen Aditus laryngis dar.

Figur 20. Rekonstruktion des Mundbodens von einem Embryo von Lacerta muralis (Stadium X). Vergrösserung wie vorher. Oben an der Abbildung springt stark die mediane Leiste hervor, die als vorgewachsenes Ende der Spitze des Tuberculum impar zu deuten ist. Diese Leiste verschmälert sich nach unten etwas, dort wo sie im Gebiet des eigentlichen Hauptteiles

(„Körpers") des Tuberculum gelegen ist. Weiter nach unten wird sie wieder etwas breiter, wieder schmäler und endet unten zwischen den sechsten Schlundbogen. An den vordersten Teil der medianen Leiste haben sich breit die seitlichen Zungenwülste angelegt, die aboralwärts an die später immer undeutlicher abzugrenzenden, aber hier doch noch erkennbaren seitlichen Fortsätze des Tuberculum impar angrenzen. Die zweiten, dritten und vierten Schlundbogen sind an ihren medialen Enden durch je eine gemeinsame flache Leiste verbunden. An diese Leiste reichen die fünften Bogen nicht vollständig heran. Sie sind seit dem Stadium VI (Tafelfigur 17) nicht weitergewachsen, also relativ kleiner geworden. Die stark sich vorwölbenden sechsten Bogen (Arytänoidwülste) verengen das Darmlumen schlitzförmig, dessen ganze Form hier an dieser Stelle zu übersehen ist, da die dorsale Wand nicht ganz entfernt ist.

Figur 21. Rekonstruktion des Mundbodens eines Embryo von Lacerta muralis (Stadium XI), in der Ansicht von dorsal und hinten. Das vorderste Ende des Unterkiefers ist nicht zu erkennen, es ist ventral hier so stark umgebogen, dass es bei dieser Ansicht durch die hinter ihm gelegenen Bildungen verdickt wird. Die oberste Spitze der Zeichnung stellt also nicht das vorderste Ende der ganzen Gegend dar, sondern vielmehr den Punkt, der am stärksten in die Rachenhöhle hineinragt. Von dem breiten Unterkieferbogen sind die seitlichen Zungenwülste, die eine sehr starke Vergrösserung erfahren haben, durch eine an dieser Stelle sehr tiefe Furche abgegrenzt. Zwischen ihnen liegt die dicke Leiste, die von dem Tuberculum impar vorgewachsen war. Diese Leiste ist, wenn auch nicht so deutlich, wie in Figur 20 durch das ganze aborale Gebiet bis zum Aditus laryngis hin zu verfolgen. Das dreieckige Feld, das vom Hauptteil des Tuberculum impar herrührt, ist am vorderen Rande des zweiten Bogenpaares zu erkennen. Die Grenze zwischen ihm und diesen Bogen ist undeutlicher geworden, ebenso wie die Grenze der medialen Teile der zweiten und dritten Bogen gegen die mediane Leiste. Die Leiste, die die medialen Teile der vorher aufgezählten Bogen auf jeder Seite verbindet, ist noch zu erkennen. Die Längsachsen der zweiten und dritten Bogen konvergieren jetzt nach vorn. Die vierten Bogen sind sehr kurz, die fünften Bogen sind so klein geworden, dass sie in dieser Zeichnung gar nicht mehr zu erkennen sind. Die sechsten Bogen, die Arytänoidwülste, haben sich so in der Mittellinie genähert, dass sie sich vollkommen berühren und den nun schon ganz deutlichen Aditus laryngis begrenzen. Die dorsale Wand des von dem Kehlkopfeingang getrennten Darmrohres ist fortgenommen worden. Vergrösserung wie vorher.

Figur 22. Rekonstruktion des Mundbodens und der angrenzenden Gegenden eines Embryo von Lacerta muralis (Stadium XII). Vergrösserung wie vorher. Die Ansicht ist so gewählt, dass man von oben gerade auf die Spitze der Winkels heraufsieht, den diese ganze Gegend ungefähr in der Mitte der hier deutlich sichtbaren Zungenanlage bildet. Von diesem Punkte fällt also die Zunge nach vorn zum Munde zu und nach hinten zum Kehlkopf zu stark ab. Die Ränder der ersten Bogen (Unterkiefer) vereinen sich nach vorn zu in

einer abgestumpften Spitze. Die mediane Einkerbung zwischen diesen Unterkieferbogen ist in dieser Ansicht nicht zu sehen. Auf diesen Bogen liegt das vorn zugespitzte vorderste Ende der Zungenanlage auf. Dies besteht hier aus der deutlich hervorragenden medianen Leiste (dem vorderen Ende des Tuberculum impar) und den daran gelagerten seitlichen Zungenwülsten, deren vordere Verschmälerung die Spitze der Zungenanlage bedingt. Diese ganze Bildung ist von dem übrigen Gebiet der Unterkieferbogen durch eine deutliche Furche abgegrenzt; nur die mediane Leiste geht vorn allmählich in den mittleren Abschnitt der Unterkieferbogen über. Aboralwärts von dem Knick kommen wir in das Gebiet des ehemaligen Tuberculum impar, an das sich die nun deutlich mundwärs konvergierenden zweiten Schlundbogen angelegt haben. Die mediane Leiste ist auch hier zu erkennen, die Abgrenzung des Tuberculum ist jedoch schon schwierig geworden. Die dritten und vierten Bogen sind kurz und nur durch seichte Furchen von einander getrennt. Sie sind ebenso wie ein Teil der zweiten Bogen an ihren medialen Enden zu einem breiteren mittleren Gebiet verschmolzen, das teilweise gewiss zur Zungenanlage gehört, zumal es von den lateralen Resten dieser Bogen durch eine schräg von hinten nach aussen verlaufende Furche abgegrenzt ist, deren Verlängerung nach vorn in die seitlichen Rinnen übergehen würde, die dort die Zungenanlage markieren (namentlich auf der linken Seite der Zeichnung ist diese hintere Falte gut zu erkennen und mit a bezeichnet). Die fünften Bogen sind nicht mehr vorhanden; die Arytänoidwülste sind zu mächtigen rundlichen Bildungen umgewandelt, die die schlitzförmige Eingangsöffnung des Kehlkopfes zwischen sich fassen. Ausserdem ist an diesen Abkömmlingen der sechsten Schlundbogen deutlich wahrzunehmen, dass sie wieder ein beträchtliches Stück oralwärts vorgewandert sind. Hinter dem Kehlkopf müsste das Darmrohr liegen, das hier aber durch epitheliale Verklebung vollkommen verschlossen ist; die schraffierte Stelle, bezeichnet die unregelmässig gestaltete Verwachsungsfläche. Im ersten, zweiten und dritten Bogen sind in der weissgelassenen Schnittfläche die Knorpel als schraffierte Querschnitte angegeben.

Figur 23. Rekonstruktion des Hyobranchialskelettes von Lacerta muralis (Stadium XII). Die beiden stark konvergierenden Unterkiefer-Knorpel (1) sind stark verkürzt gezeichnet, die hinteren Enden springen also vor. Zwischen sie ragt der Processus entoglossus der Copula vor. Der stark verdickte Teil der Copula setzt sich nach hinten bis an die Wand des Larynx (L) als bindegewebiger Strang (punktiert) fort. An die vierseitige Platte der Copula lagern sich die Knorpel der zweiten, dritten und vierten Bogen (2. 3. 4.). Die Bogen 1—3 sind hinten abgeschnitten. Vergrösserung des Modelles 1 : 100, der Zeichnung 1 : 50.

Figur 24. Rekonstruktion des Mundbodens eines Embryo von Lacerta muralis. (St. XIV.) Vergrösserung wie bisher. Von dem stark schnabelförmig vorragenden Unterkiefer ist nur die obere Fläche in der Rekonstruktion wiedergegeben. Die Zunge ist nun in ihren Hauptformen recht gut erkennbar; sie ist auch recht gut vom Unterkiefer selber abgegrenzt. Vorn sieht man an ihr zwei abgestumpfte Spitzen, die als vordere nun frei gewordene Enden der seitlichen

Zungenwülste aufzufassen sind. Das zwischen und unter ihnen liegende Frenulum ist natürlich in dieser Ansicht nicht zu erkennen. An der Zunge kann man auch jetzt ein Dorsum, seitliche Flächen und die hintere laryngeale Fläche unterscheiden. Auf dem Dorsum liegt noch recht gut ausgebildet die mediane Leiste und zu beiden Seiten von ihr zwei mächtige Wülste, die in der Hauptsache von den Musculi hyoglossi und ihren Scheiden verursacht werden. Die mediane Leiste reicht nicht ganz nach vorn, aber bis zum Kehlkopf nach hinten. Eine irgendwie deutliche Grenze zwischen dem Hauptgebiet des Tuberculum impar und den angrenzenden Gebieten der zweiten Schlundbogen ist in der Zeichnung nicht zu erblicken. Bei der Betrachtung des Modells selbst wird sie etwas deutlicher (cf. Text). Am laryngealen Abhang der Zunge sieht man ausser der medianen Leiste, in der der Processus entoglossus liegt, wie Querschnitte ergeben, noch zwei Leisten, die mediale Leiste und die Randleiste. Diese letztere läuft in die hintere laterale Ecke der Zunge aus. Der Kehlkopf ist als rundliche Vorwölbung hinter der Zunge mitsamt dem rundlichen Aditus laryngis wohl zu erkennen. Zwischen ihm und der Copulaleiste der Zunge liegt ein rundliches Höckerchen, das einer rudimentaren Epiglottis gleicht, von dem lateralwärts und nach hinten je eine stark ausgeprägte schmale Falte verläuft. (Näheres im Text.) Am Mundboden lateral von der hinteren Ecke der Zunge liegen zwei mit I und II bezeichnete Furchen, hinter denen je ein kleiner schräg von hinten aussen zur Zungenecke verlaufender Wulst liegt. Möglicherweise sind diese Wülste die Reste der zweiten und dritten Schlundbogen und die Furchen dann die entsprechenden Taschen.

Figur 25. Rekonstruktion des Mundbodens und des Unterkiefers von einem Embryo von Lacerta muralis (Stadium XIV). Das Modell wurde bei 60facher Vergrösserung angefertigt und bei der Zeichnung um die Hälfte verkleinert; für die Reproduktion wurde das Bild noch um ein Drittel verkleinert, sodass diese also 20fache Vergrösserung des embryonalen Gebietes zeigt, was bei der Vergleichung mit den vorhergehenden wohl zu beachten ist. Der Unterkiefer ist in eine schlanke vorn etwas wulstige Spitze ausgezogen, an ihm sind Teile der Zahnleiste markiert. Die Zunge hat schon ganz ähnliche Formen, wie die des erwachsenen Tieres. An ihrem vorderen Ende sind die beiden für diese Klasse charakteristischen Spitzen zu sehen, die durch weiteres, freies Vorwachsen der seitlichen Zungenwülste entstanden sind. Die mediane Leiste ist im vorderen Teile der Zunge verschwunden, an ihrer Stelle ist eine mediane Rinne zu sehen, die dadurch entstanden ist, dass die beiden am Dorsum schon im vorigen Stadium bemerkbaren rundlichen Stränge, die von dem Musculi hyoglossi erzeugt waren, sich nun im vorderen grösseren Teil an einandergelegt haben und den Processus entoglossus, der im wesentlichen zu dieser Zeit die Leiste veranlasste, verdrängt haben, sodass er hier an ihrer ventralen Seite liegt. Nur im hinteren Teil ist diese Verdrängung nicht erfolgt und dort ist daher auch die Leiste noch zu erkennen. Am Larynx beginnen von den lateralen Teilen der Zunge die hinteren seitlichen Spitzen herauszuwachsen, die den Kehlkopf zu umfassen anfangen. Von Abgrenzungen der Zunge und

des Mundbodens in Gebiete, die bestimmten Schlundbogen angehören, ist nichts zu finden. Hinter dem Kehlkopf ist der Darm angegeben, an dem noch stellenweise Verklebungen des Lumen zu beobachten sind.

Figur 26. Rekonstruktion des Hyobranchialskelettes mit Unterkiefer von Lacerta muralis (Stadium XIV). U = Unterkiefer, P. e. = Processus entoglossus, von dem die hier ganz weiss gelassene, verdichtetes Bindegewebe enthaltende Platte abgeht, die zur Larynxwand hinzieht. Die Stelle des Urspunges der Platte ist ungefähr in der Mitte des Fortsatzes. An der vierseitigen Platte der Copula setzen die drei Visceralknorpel 2, 3, 4 an. Vergrösserung der Rekonstruktion 1 : 60 der Zeichnung 1 : 30.

Figur 27. Rekonstruktion des Unterkiefers mit Zunge und Kehlkopf von einem Embryo von Lacerta muralis (Stadium XV). Das Modell wurde bei 50facher Vergrösserung angefertigt, bei dem Zeichnen auf die Hälfte verkleinert. Die Ansicht ist von der rechten Seite und von dorsal her gewählt worden, um zugleich auch die Unterseite der Zunge wenigstens teilweise zu zeigen. Aus demselben Grunde ist der freie Teil der Zunge mit den beiden Zipfeln in die Höhe gebogen. Rechts ist am Unterkiefer in der Gegend der Sublingualdrüsen ein Teil der Schleimhaut entfernt worden, um möglichst freien Einblick zu haben. Die Schnittfläche (a) ist fast ganz weiss gelassen. Die Zunge hat die Form wie beim erwachsenen Tiere. An ihrem oralen und laryngealen Teile ist die im Text beschriebene Rinne angedeutet. Zwischen den beiden hinteren Zipfeln liegt der Kehlkopf, der nur teilweise dargestellt ist; der Aditus ist eben noch angeschnitten. Auch in der hinteren Abteilung der Zunge ist nichts mehr von der medianen Leiste zu sehen. Die Abbildung dient hauptsächlich, die Scheide der Zunge, so weit sie bei Lacerta znr Entwickelung gelangt, zu demonstrieren. Zunächst sehen wir unter dem freien Teil der Zunge das mediane, nach vorn keilförmig zugespitzte, unpaare Gebiet, das während der Entwickelung von dem für die Zunge und für das unter ihr liegende Gebiet des Mundbodens gemeinsamen Bezirk abgeteilt wurde. Zungenwärts verbreitert sich diese Bildung und geht in den festgewachsenen Teil des Zungenkörpers über, von dem es aber immer noch durch die hier recht gut sichtbare Furche abgegrenzt wird. Nur im hintersten Teil der Zunge ist diese Abgrenzung nicht vorhanden. Für weitere Einzelheiten muss auf den Text und die Textfiguren 47, 50, 51 verwiesen werden. Die schwarze Linie auf dem Unterkiefer ist die Zahnleiste.

Figur 28. Rekonstruktion des Mundbodens von einem Embryo von Anguis fragilis. Die Rekonstruktion ist bei 60facher Vergrösserung angefertigt und bei 30facher Vergrösserung gezeichnet. Das Stadium entspricht ungefähr dem Stadium VIII bis IX von Lacerta muralis. An dem sehr breiten Unterkieferbogen sind die seitlichen Zungenwülste schon von dem übrigen Teil des Bogens abgegrenzt. Das Tuberculum impar ragt als starker rundlicher Buckel in die Mundhöhle vor und hat bereits die vordere Spitze zwischen die beiden seitlichen Zungenwülste vorgeschoben, die sich ihrerseits auch schon an die lateralen Flügel des Tuberculum angelegt haben. Die hintere mediane Spitze des Tuberculum hat sich bereits an die

(„Körpers“) des Tuberculum gelegen ist. Weiter nach unten wird sie wieder etwas breiter, wieder schmäler und endet unten zwischen den sechsten Schlundbogen. An den vordersten Teil der medianen Leiste haben sich breit die seitlichen Zungenwülste angelegt, die aboralwärts an die später immer undeutlicher abzugrenzenden, aber hier doch noch erkennbaren seitlichen Fortsätze des Tuberculum impar angrenzen. Die zweiten, dritten und vierten Schlundbogen sind an ihren medialen Enden durch je eine gemeinsame flache Leiste verbunden. An diese Leiste reichen die fünften Bogen nicht vollständig heran. Sie sind seit dem Stadium VI (Tafelfigur 17) nicht weitergewachsen, also relativ kleiner geworden. Die stark sich vorwölbenden sechsten Bogen (Arytänoidwülste) verengen das Darmlumen schlitzförmig, dessen ganze Form hier an dieser Stelle zu übersehen ist, da die dorsale Wand nicht ganz entfernt ist.

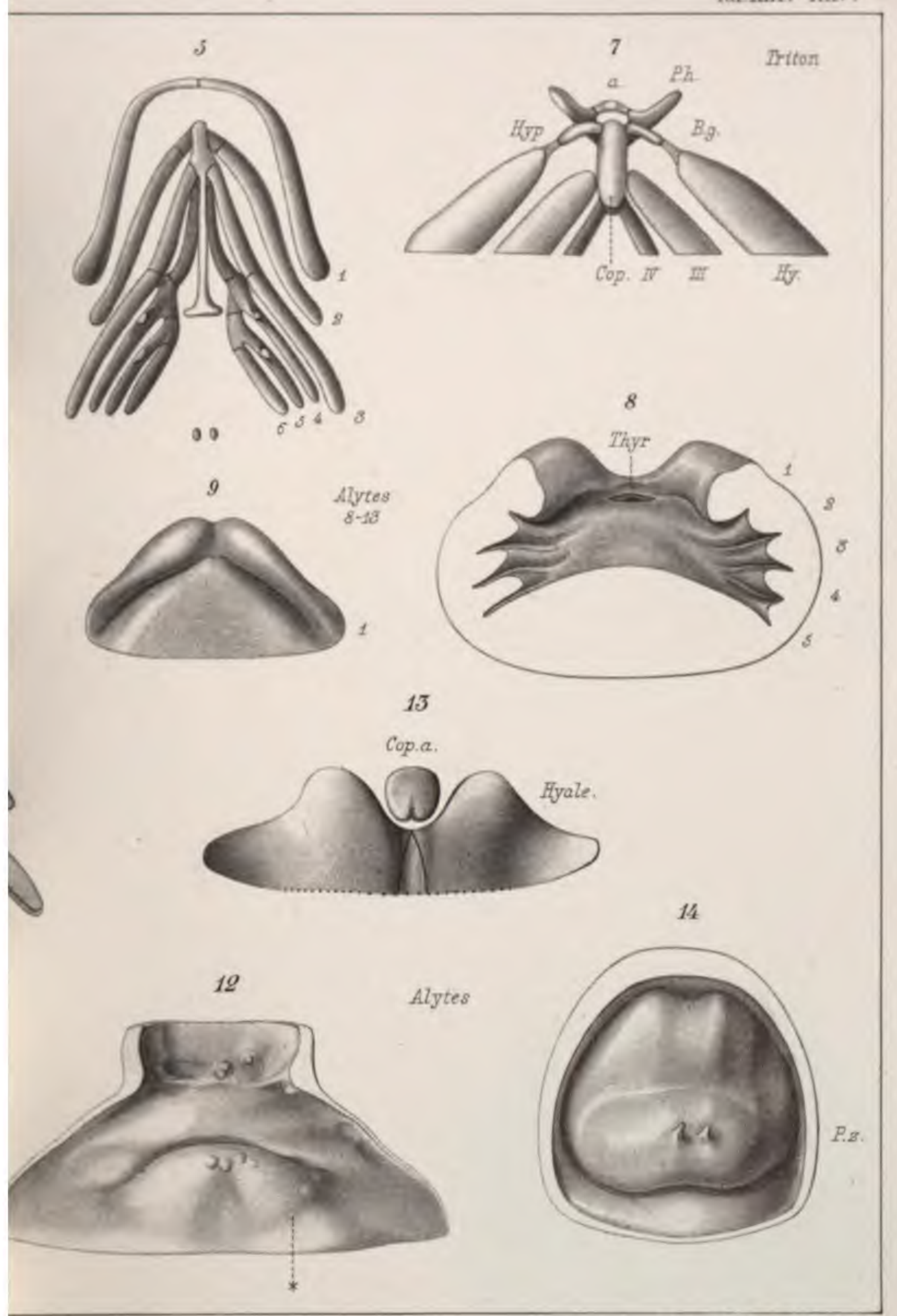
Figur 21. Rekonstruktion des Mundbodens eines Embryo von Lacerta muralis (Stadium XI), in der Ansicht von dorsal und hinten. Das vorderste Ende des Unterkiefers ist nicht zu erkennen, es ist ventral hier so stark umgebogen, dass es bei dieser Ansicht durch die hinter ihm gelegenen Bildungen verdickt wird. Die oberste Spitze der Zeichnung stellt also nicht das vorderste Ende der ganzen Gegend dar, sondern vielmehr den Punkt, der am stärksten in die Rachenhöhle hineinragt. Von dem breiten Unterkieferbogen sind die seitlichen Zungenwülste, die eine sehr starke Vergrösserung erfahren haben, durch eine an dieser Stelle sehr tiefe Furche abgegrenzt. Zwischen ihnen liegt die dicke Leiste, die von dem Tuberculum impar vorgewachsen war. Diese Leiste ist, wenn auch nicht so deutlich, wie in Figur 20 durch das ganze aborale Gebiet bis zum Aditus laryngis hin zu verfolgen. Das dreieckige Feld, das vom Hauptteil des Tuberculum impar herrührt, ist am vorderen Rande des zweiten Bogenpaares zu erkennen. Die Grenze zwischen ihm und diesen Bogen ist undeutlicher geworden, ebenso wie die Grenze der medialen Teile der zweiten und dritten Bogen gegen die mediane Leiste. Die Leiste, die die medialen Teile der vorher aufgezählten Bogen auf jeder Seite verbindet, ist noch zu erkennen. Die Längsachsen der zweiten und dritten Bogen konvergieren jetzt nach vorn. Die vierten Bogen sind sehr kurz, die fünften Bogen sind so klein geworden, dass sie in dieser Zeichnung gar nicht mehr zu erkennen sind. Die sechsten Bogen, die Arytänoidwülste, haben sich so in der Mittellinie genähert, dass sie sich vollkommen berühren und den nun schon ganz deutlichen Aditus laryngis begrenzen. Die dorsale Wand des von dem Kehlkopfeingang getrennten Darmrohres ist fortgenommen worden. Vergrösserung wie vorher.

Figur 22. Rekonstruktion des Mundbodens und der angrenzenden Gegenden eines Embryo von Lacerta muralis (Stadium XII). Vergrösserung wie vorher. Die Ansicht ist so gewählt, dass man von oben gerade auf die Spitze der Winkels heraufsieht, den diese ganze Gegend ungefähr in der Mitte der hier deutlich sichtbaren Zungenanlage bildet. Von diesem Punkte fällt also die Zunge nach vorn zum Munde zu und nach hinten zum Kehlkopf zu stark ab. Die Ränder der ersten Bogen (Unterkiefer) vereinen sich nach vorn zu in

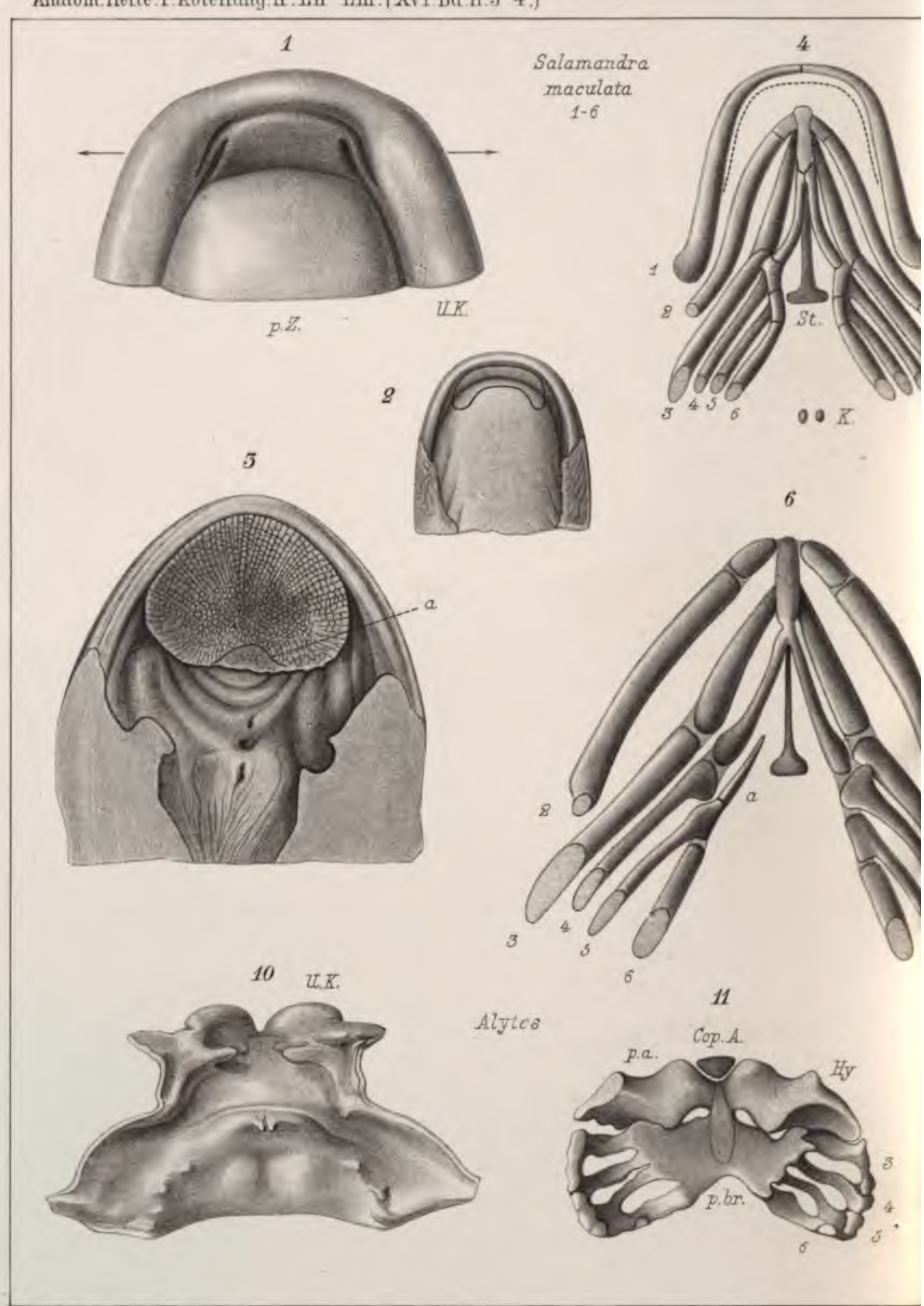
einer abgestumpften Spitze. Die mediane Einkerbung zwischen diesen Unterkieferbogen ist in dieser Ansicht nicht zu sehen. Auf diesen Bogen liegt das vorn zugespitzte vorderste Ende der Zungenanlage auf. Dies besteht hier aus der deutlich hervorragenden medianen Leiste (dem vorderen Ende des Tuberculum impar) und den daran gelagerten seitlichen Zungenwülsten, deren vordere Verschmälerung die Spitze der Zungenanlage bedingt. Diese ganze Bildung ist von dem übrigen Gebiet der Unterkieferbogen durch eine deutliche Furche abgegrenzt; nur die mediane Leiste geht vorn allmählich in den mittleren Abschnitt der Unterkieferbogen über. Aboralwärts von dem Knick kommen wir in das Gebiet des ehemaligen Tuberculum impar, an das sich die nun deutlich mundwärs konvergierenden zweiten Schlundbogen angelegt haben. Die mediane Leiste ist auch hier zu erkennen, die Abgrenzung des Tuberculum ist jedoch schon schwierig geworden. Die dritten und vierten Bogen sind kurz und nur durch seichte Furchen von einander getrennt. Sie sind ebenso wie ein Teil der zweiten Bogen an ihren medialen Enden zu einem breiteren mittleren Gebiet verschmolzen, das teilweise gewiss zur Zungenanlage gehört, zumal es von den lateralen Resten dieser Bogen durch eine schräg von hinten nach aussen verlaufende Furche abgegrenzt ist, deren Verlängerung nach vorn in die seitlichen Rinnen übergehen würde, die dort die Zungenanlage markieren (namentlich auf der linken Seite der Zeichnung ist diese hintere Falte gut zu erkennen und mit a bezeichnet). Die fünften Bogen sind nicht mehr vorhanden; die Arytänoidwülste sind zu mächtigen rundlichen Bildungen umgewandelt, die die schlitzförmige Eingangsöffnung des Kehlkopfes zwischen sich fassen. Ausserdem ist an diesen Abkömmlingen der sechsten Schlundbogen deutlich wahrzunehmen, dass sie wieder ein beträchtliches Stück oralwärts vorgewandert sind. Hinter dem Kehlkopf müsste das Darmrohr liegen, das hier aber durch epitheliale Verklebung vollkommen verschlossen ist; die schraffierte Stelle, bezeichnet die unregelmässig gestaltete Verwachsungsfläche. Im ersten, zweiten und dritten Bogen sind in der weissgelassenen Schnittfläche die Knorpel als schraffierte Querschnitte angegeben.

Figur 23. Rekonstruktion des Hyobranchialskelettes von Lacerta muralis (Stadium XII). Die beiden stark konvergierenden Unterkiefer-Knorpel (1) sind stark verkürzt gezeichnet, die hinteren Enden springen also vor. Zwischen sie ragt der Processus entoglossus der Copula vor. Der stark verdickte Teil der Copula setzt sich nach hinten bis an die Wand des Larynx (L) als bindegewebiger Strang (punktiert) fort. An die vierseitige Platte der Copula lagern sich die Knorpel der zweiten, dritten und vierten Bogen (2. 3. 4.). Die Bogen 1—3 sind hinten abgeschnitten. Vergrösserung des Modelles 1 : 100, der Zeichnung 1 : 50.

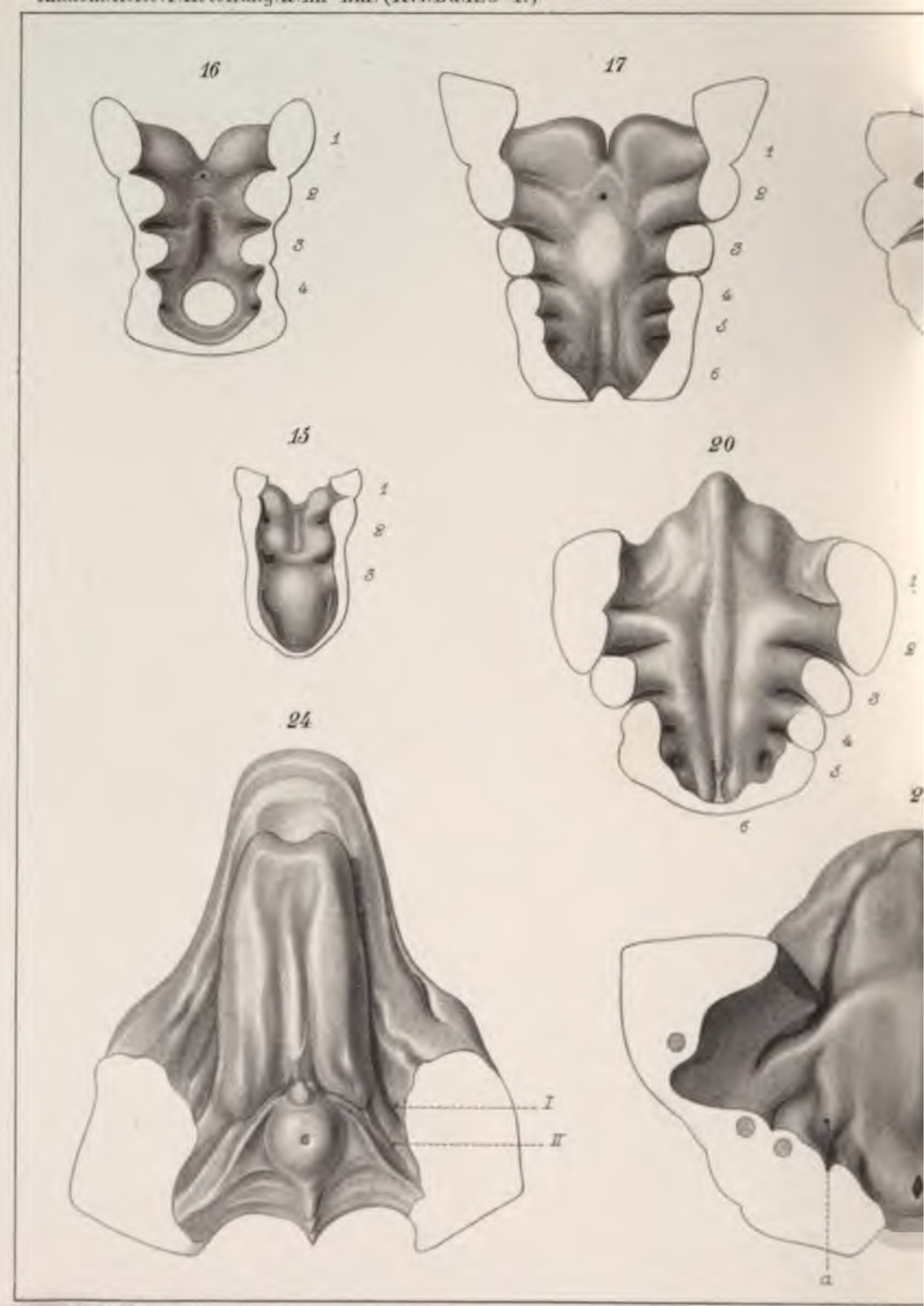
Figur 24. Rekonstruktion des Mundbodens eines Embryo von Lacerta muralis. (St. XIV.) Vergrösserung wie bisher. Von dem stark schnabelförmig vorragenden Unterkiefer ist nur die obere Fläche in der Rekonstruktion wiedergegeben. Die Zunge ist nun in ihren Hauptformen recht gut erkennbar; sie ist auch recht gut vom Unterkiefer selber abgegrenzt. Vorn sieht man an ihr zwei abgestumpfte Spitzen, die als vordere nun frei gewordene Enden der seitlichen



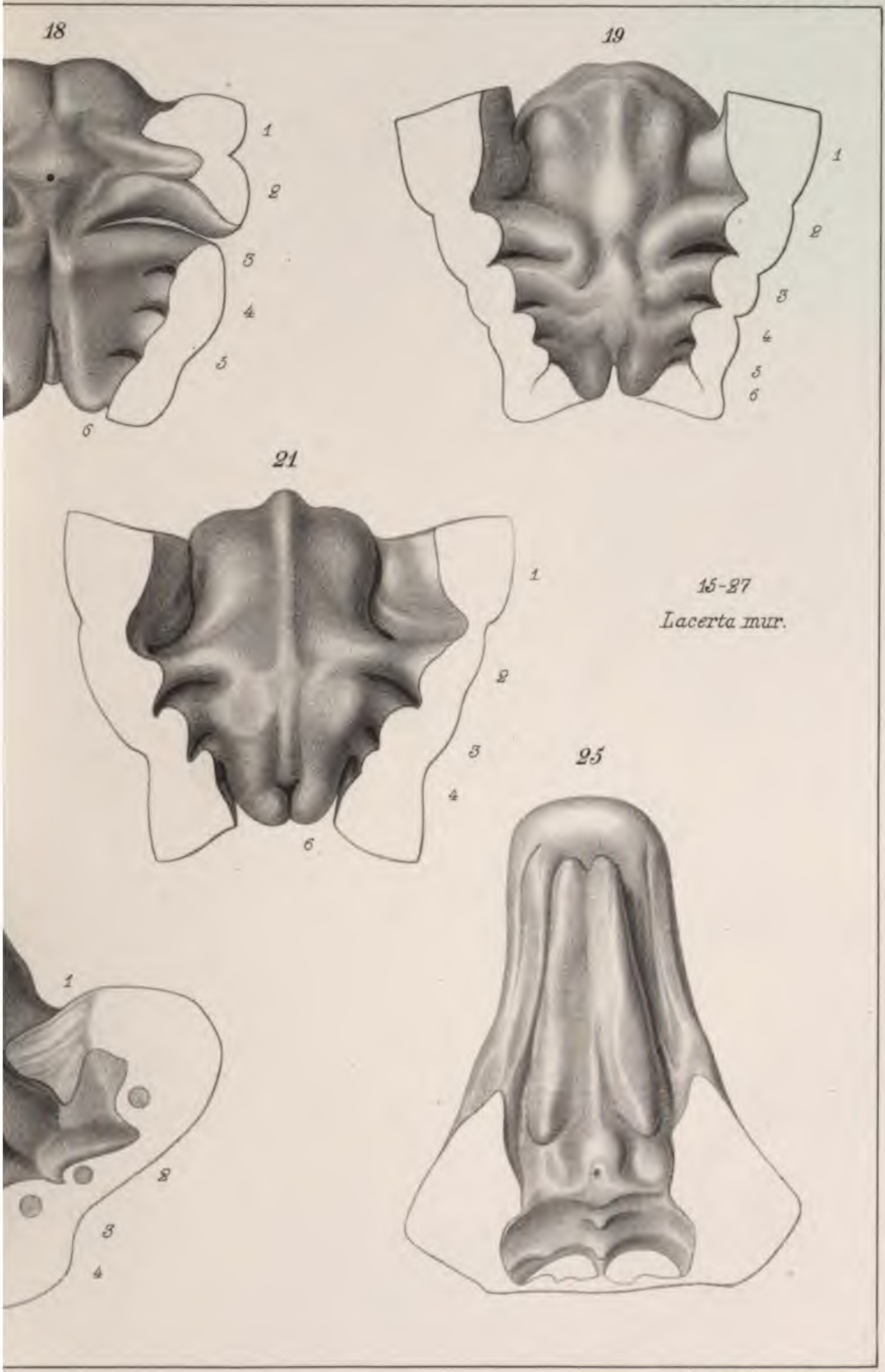
Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.



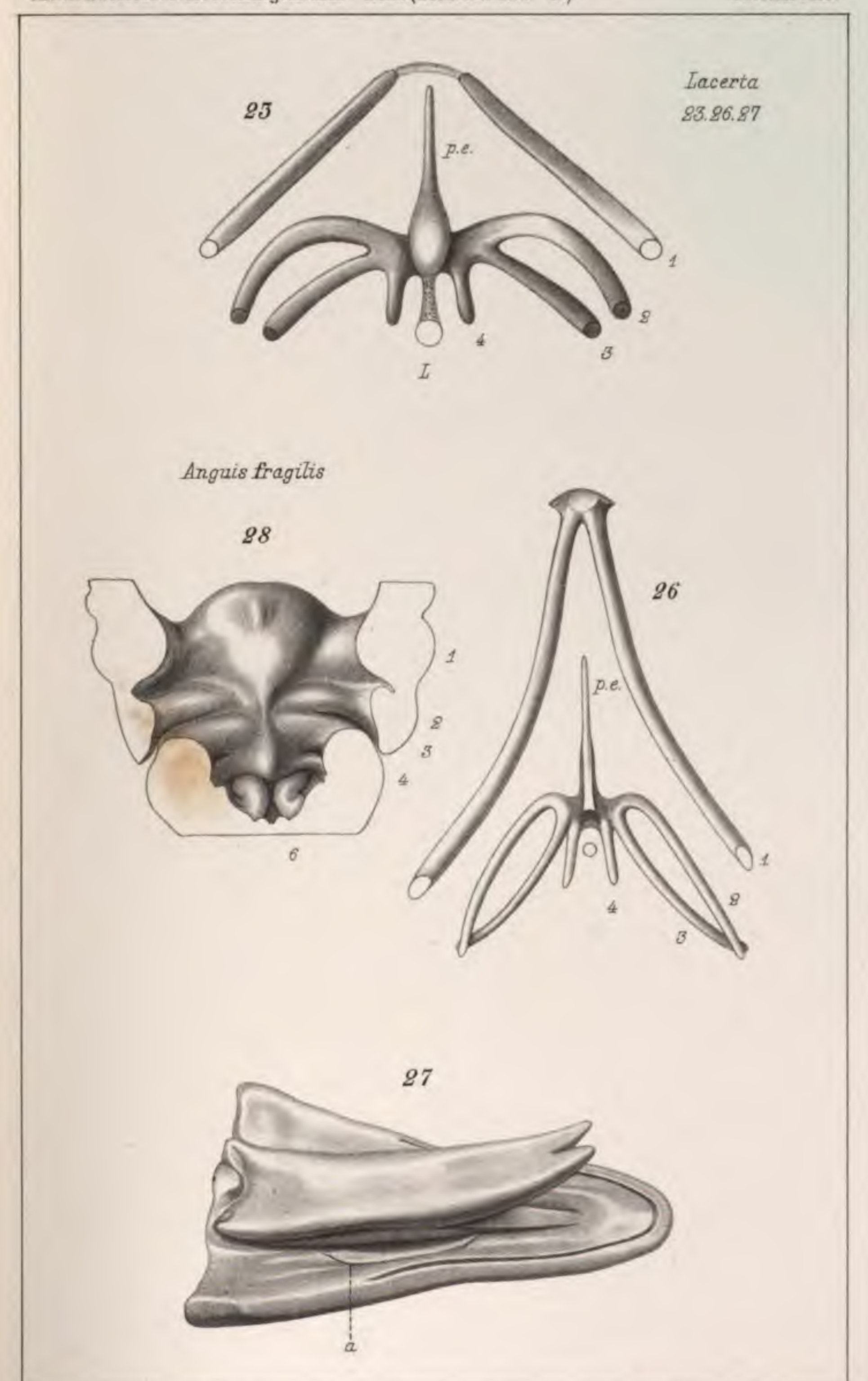
Lith. Anst. v. H. Jonas, Cassel.



Lx H. Jonas, Cassel.



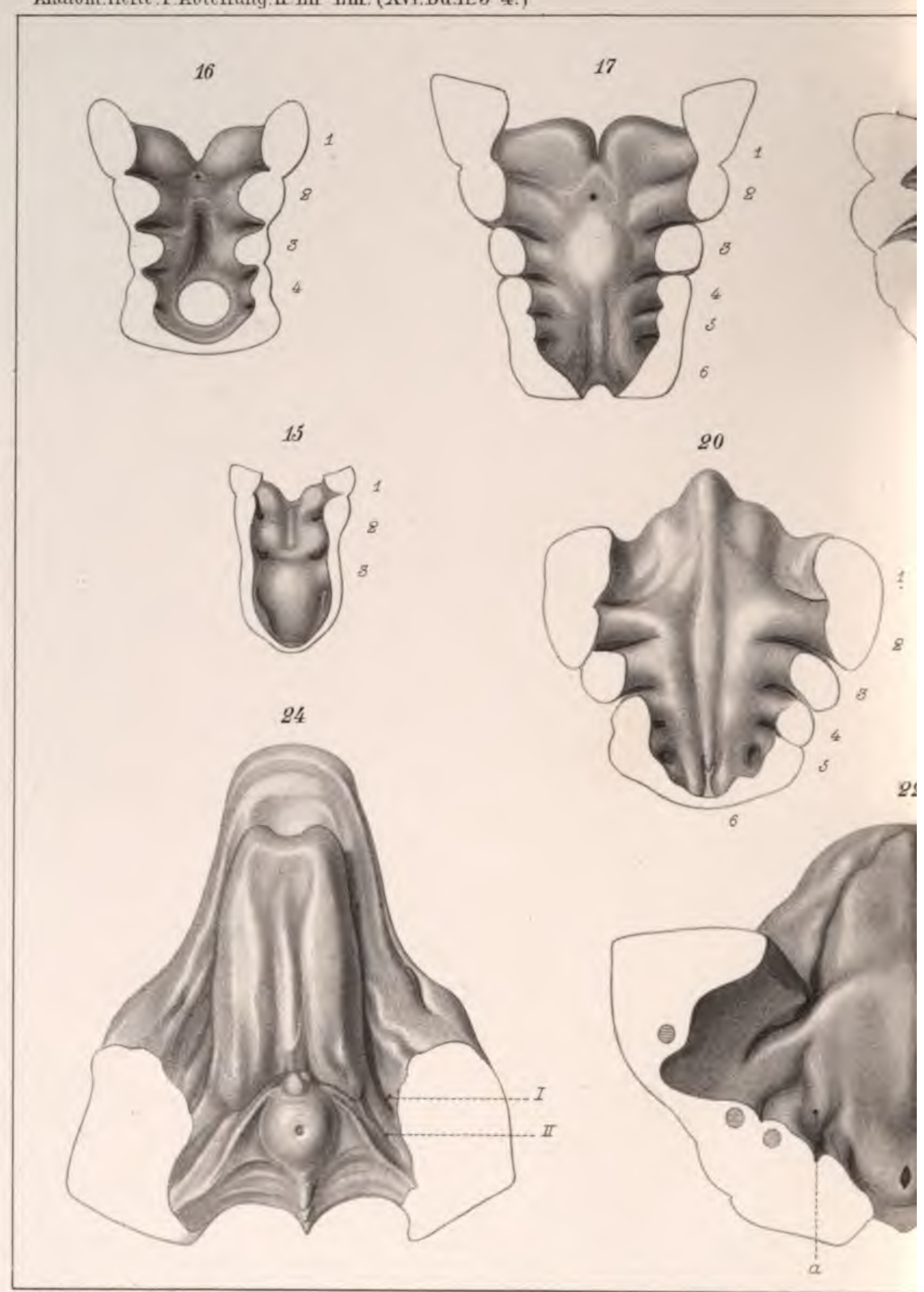
Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.



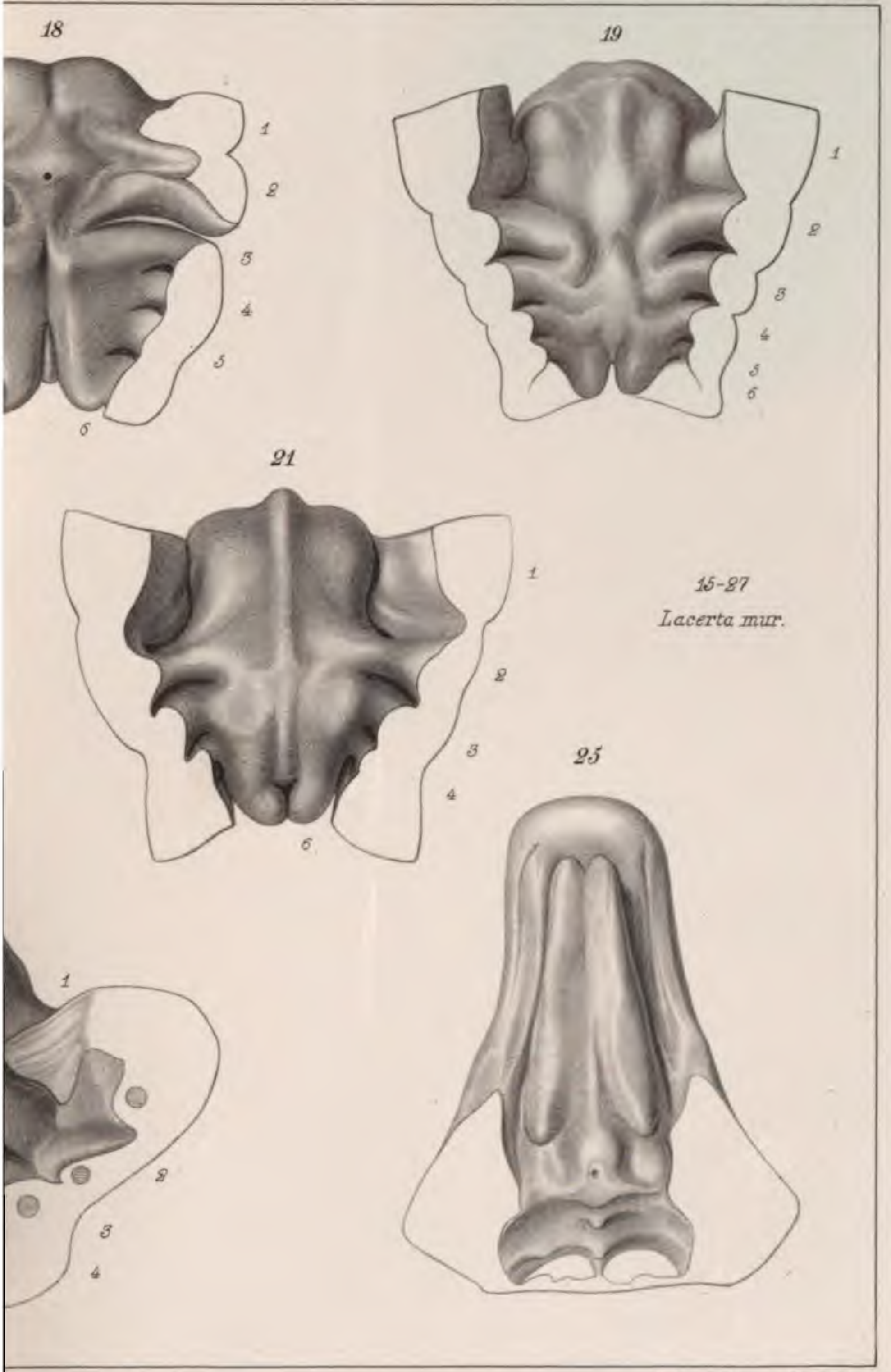
Lith. Anst. v. H. Jonas, Cassel.
Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.



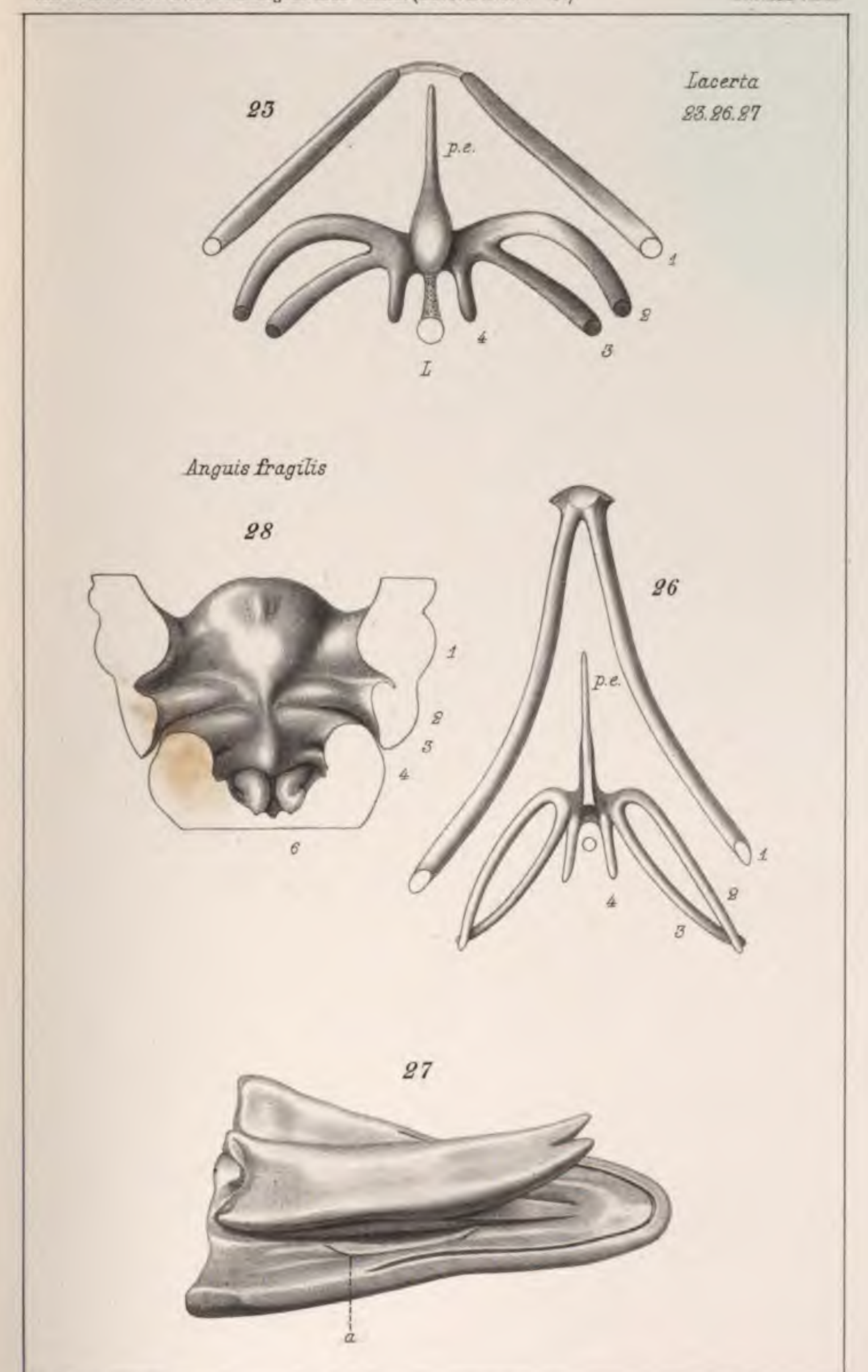




Lith. Anst. v. H. Jonas, Cassel.



Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.



Lith. Anst. v. H. Jonas, Cassel. Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.



Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden.

Soeben erschien:

Die

Leukämie

als

Protozoeninfektion.

Untersuchungen zur Aetiologie und Pathologie.

Von

Dr. M. Löwit,

o. ö. Professor der allgemeinen und experimentellen Pathologie an der k. k. Universität Innsbruck.

Mit IX Tafeln in Steindruck und I Tafel in Lichtdruck.

— *Preis: Mark 14,60.* —

I. Theil. Untersuchungen am Menschen.

I. Einleitung.
II. Untersuchungsmethode (vgl. Kapitel XIX).
III. Untersuchung des peripheren Blutes myelämischer Individuen; spezifische Körper.
IV. Unterscheidung der spezifischen Körper des myelämischen Blutes von andern ähnlichen Bildungen.
V. Kontrolluntersuchungen am Blute von Menschen und Thieren.
VI. Weitere Beschreibung der spezifischen Körper im myelämischen Blute.
VII. Die spezifischen Körper in den Leichenorganen bei Myelämie.
VIII. Die spezifischen Körper im peripheren Blute der verschiedenen Fälle von Myelämie.
IX. Die Deutung der spezifischen Körper bei Myelämie; Haemamoeba leukaemiae magna.
X. Leukocytäre Parasiten bei Lymphämie; Haemamoeba leukaemiae parva (vivax).
XI. Ein Fall von Anaemia pseudoleukaemica infantilis.
XII. Ein Fall von Pseudoleukämie beim Erwachsenen.

II. Theil. Untersuchungen und Infektionsversuche bei Thieren.

XIII. Untersuchung einer leukämischen Schweinemilz.
XIV. Leukämische Infektion beim Kaninchen.
XV. Die Stellung der leukämischen Infektion beim Kaninchen.
XVI. Künstliche Kulturversuche mit der Haemamoeba leukaemiae magna.
XVII. Die Pathologie der Leukämie.
XVIII. Ueber Phagocytose am leukämischen Blute. Von Dr. L. Kirchmayr, Assistent am Institute für allgemeine und experim. Pathologie in Innsbruck.
Anhang. XIX. Eine spezifische Färbungsmethode für die Haemamoeba leukaemiae magna.

Druck der Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

Aus dem anatomischen Institut zu Göttingen.

BEITRÄGE

ZUR

ENTWICKELUNG DER ZUNGE.

II. TEIL.

VÖGEL.

(ANAS BOCHAS L. PASSER DOMESTICUS L.)

VON

E. KALLIUS,
GÖTTINGEN.

Mit 96 Textfiguren und 39 Figuren auf den Tafeln 16/23.

Herrn Geheimen Medizinalrat

Professor Dr. Friedrich Merkel

zu seinem Sechszigsten Geburtstage.



Inhaltsverzeichnis.

Seite

I. Entwickelung der Zunge der Ente (Anas bochas L.)

Beschreibung der bei der Untersuchung benutzten Stadien der Ente[1]).

Stadium I.

Embryo ca. zwei Tage alt mit 15 Ursegmenten.

Stadium II.

Embryo etwas über zwei Tage alt mit 29—30 Ursegmenten.

Stadium III.

Embryo etwas älter mit 31 Ursegmenten.

Stadium IV.

Embryo mit 32 Ursegmenten.

Stadium V.

Embryo mit ca. 36 Ursegmenten.

Stadium VI.

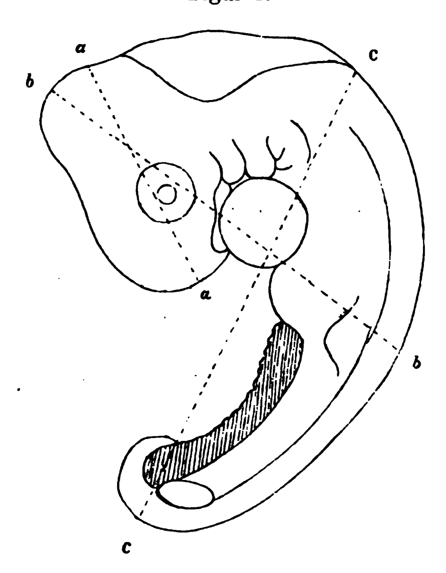
Embryo mit 42 Ursegmenten.

Die folgenden Embryonen sind so bestimmt, wie es Rex für die Ente angegeben hat. Die beistehende Skizze zeigt die Art, wie die Masse genommen sind. Diese Art ist vorteilhafter, als die Angabe der Bebrütungsdauer und der Zahl der Ursegmente, da diese später ja nicht mehr zu geben ist. Die Masse wurden an den Photographien genommen, die von dem Embryo (in starkem Alkohol) bei viermaliger Vergrösserung angefertigt worden waren. Natürlich geben die Zahlen die auf die natürliche Grösse reduzierten Masse an.

---

[1]) Fast alle Embryonen mit Ausnahme einiger älterer Stadien, die nach Mann konserviert wurden, sind mit Zenkerscher Flüssigkeit behandelt worden. Die Färbung geschah in verschiedener Weise: Alaunkochenille, Parakarmin, Eisen, Hämatoxylin, Hämatoxylin-Eosin. Die Schnittrichtung war häufig senkrecht zur Linie a: Fig. 1, aber auch sagittal oder rein frontal.

Figur 1.



Skizze eines Entenembryo zur Erläuterung der Art, wie die bei der Beschreibung der Embryonen angegebenen Mafse genommen sind. (Nach Rex, Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 57. S. 230.)

Stadium VII.

a = 2,6 mm, b = 4 mm, c = 5,8 mm.

Stadium VIII.

Sehr stark gekrümmt.

a = 2,8 mm, b = 4,2 mm, c = 5 mm.

Stadium IX.

a = 4 mm, b = 6 mm, c = 7,5 mm.

Stadium X.

a = 4,5 mm, b = 6 mm, c = 7,5 mm.

Die Allantois hat die Durchmesser von 3 mm und 6 mm.

Stadium XI.

a = 4,5 mm, b = 6,25 mm, c = 7,5 mm.

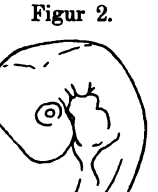
Die Allantois ist jetzt ein ganz klein wenig grösser geworden.

Stadium XII.

a = 4,5 mm, b = 6,25 mm, c = 10,5 mm.

Die Allantois hat einen Durchmesser von ca. 4 mm.

Figur 2.



Konturzeichnung des Entenembryo, Stadium IX, bei vierfacher Vergrösserung gezeichnet.

Stadium XIII.

a = 4,75 mm, b = 7,5 mm, c = 7,5 mm.

Der Embryo ist stark gekrümmt.

Stadium XIV.

Bei den älteren Embryonen, bei denen der Schwanz stark kranialwärts gekrümmt ist, entspricht Diameter c der »grössten Länge«.

a = 5,5 mm, b = 6,25 mm, c = 8 mm.

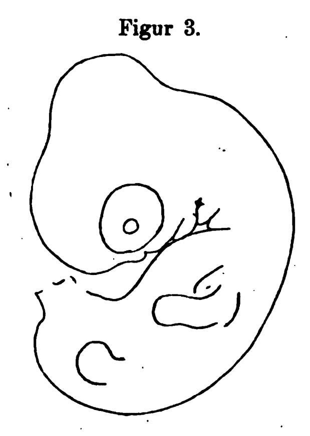
Stadium XV.

a = 6 mm, b = 6,75 mm, c = 10,25 mm.

Stadium XVI.

a = ca. 7 mm, b = 7 mm, c = 11 mm.

Figur 3.



Konturzeichnung des Embryo von der Ente, Stadium XIX, 4fache Vergrösserung.

Stadium XVII.

a = 8 mm, b = 7 mm, c = 12 mm.

Stadium XVIII.

a = 8 mm, b = 9 mm, c = 12,5 mm.

Stadium XIX.

a = 8 mm, b = 8,75 mm, c = 12,5 mm.
8 Tage alt.

Stadium XX.

a = 8 mm, b = 10 mm, c = 12,25 mm.

Stadium XXI.

a = 8,75 mm, b = 10 mm, c = 13,75 mm.

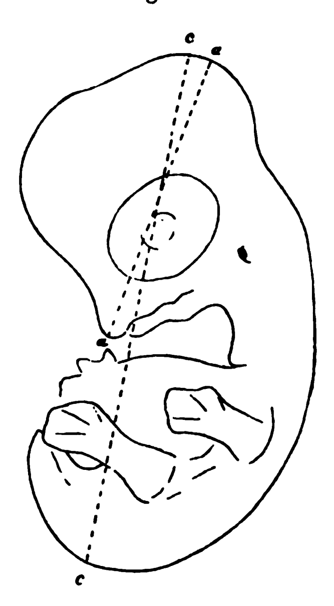
Stadium XXII.

a = 8,5 mm, b = 13 mm, c = 15 mm.

Stadium XXIII.

Ein wenig älter als das vorige Stadium, genaue Masse können nicht angegeben werden.

Figur 4.



Konturzeichnung des Embryo von der Ente, Stadium XXIV, 4fache Vergrösserung. Angabe der Mafse bei älteren Embryonen.

Stadium XXIV.

Sobald der Schnabel anfängt vorzuwachsen, wird dieser für die Messung von a benutzt.

a = 10 mm (b kann nicht mehr gemessen werden) c = 17 mm (7 Tage alt).

Stadium XXV.

a = 11,5 mm, c = 18,5 mm.

Stadium XXVI.

a = 11 mm.

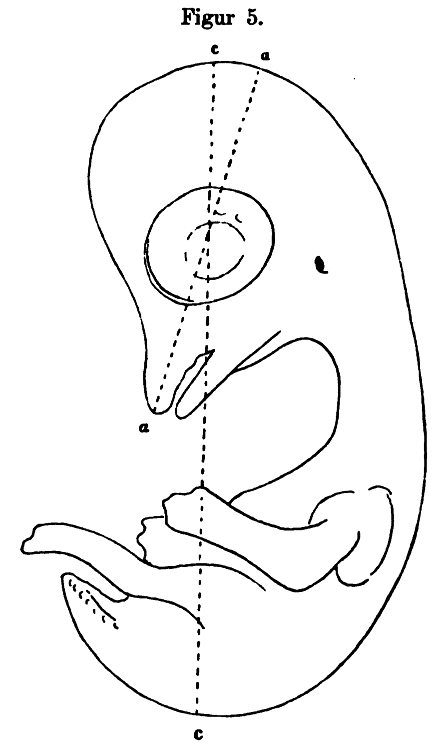
Etwas älter als das vorige Stadium.

Stadium XXVII.

a = 12 mm, c = 18 mm.

Stärker gekrümmt als das vorige Stadium.

Figur 5.



Konturzeichnung des Embryo der Ente, der ungefähr dem Stadium XXVIII entspricht. Angabe der Mafse. 4fache Vergrösserung.

Stadium XXVIII.

a = 12 mm, c = 21 mm.

8 Tage alt.

Stadium XXIX.

a = 14 mm, b = 21 mm.

Stadium XXX.

a = 17,5 mm, c = 22 mm.

Stadium XXXI.

a = 17 mm, c = 23 mm.

Stadium XXXII.

a = 18 mm.

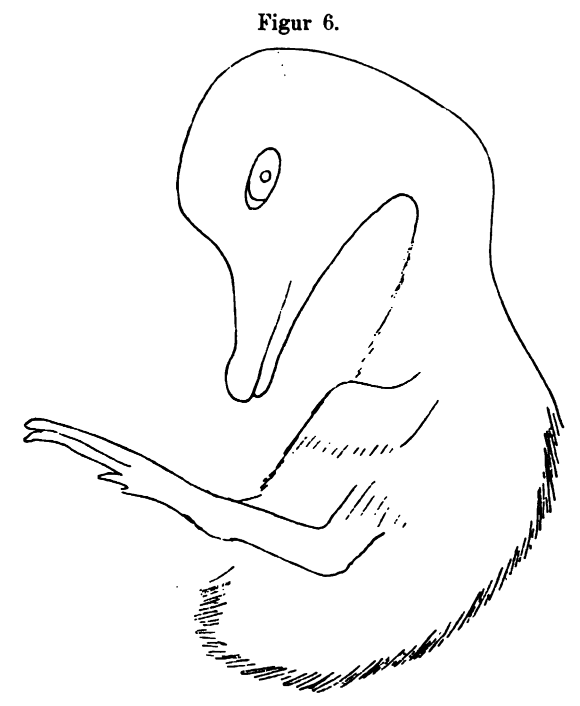
Stadium XXXIII.

Etwals älter als das vorige Stadium.

Stadium XXXIV.

a = 20 mm, b = 30 mm.

Figur 6.



Konturzeichnung des Embryo der Ente, der dem Stadium XXIX entspricht. Zweifache Vergrösserung.

Stadium XXXV.
a = 24 mm, b = 42 mm.

Stadium XXXVI.
a = 26 mm. Länge der Zunge 9 mm. Schnabelspitze bis Kehlkopfeingang 14,5 mm.

Stadium XXXVII.
a = 30 mm. Länge der Zunge 13 mm. Entfernung der Schnabelspitze vom Kehlkopfeingang 18,5 mm.

Stadium XXXVIII.
a = 32 mm. Grösste Breite des Kopfes 15 mm.

Stadium XXXIX.
Fast genau so ausgebildet wie das vorige Stadium, ca. 24 Tage alt.

Entwickelung der äusseren Form der Zunge.

Ente, Stadium IV. Das Modell, das bei hundertfacher Vergrösserung angefertigt wurde, zeigt folgende Verhältnisse des Mundrachenbodens (Tafelfigur 1). Im allgemeinen steigen die Visceralbogen von ihrem Kopulargebiet, das natürlich median und ventral gelegen ist, direkt dorsalwärts auf, nur die hinteren zeigen das Verhalten, das man von späteren Stadien her kennt, indem sie mit ihrer Längsachse zu der frontalen Ebene geneigt sind. Die ersten Bogen sind die stärksten, sind im Querschnitt rundlich und in der Medianebene nur durch einen sehr feinen Spalt, der nach aussen in die äussere Mundbucht mündet, von einander getrennt. Da wo die Innenseiten, die also einander zugekehrt sind, in das eigentliche Kopfgebiet übergehen, sind sie durch eine feine Brücke mit einander vereinigt; direkt über dieser Brücke liegt die Hypophysentasche; diese Brücke ist ein Rest der Rachenmembran. Aus ihrer rundlichen Form und ihrem geschilderten Verlaufe ergibt sich, dass zwischen ihnen gegen die Rachenhöhle hin ein verhältnismäfsig kleiner Raum bleibt, der sich an ihrem hinteren Rande zu den ersten inneren Schlundtaschen erweitert, die fast frontal verlaufen, aber auch ziemlich eng

sind. Die Verschlussmembran, die die Tasche nach aussen begrenzt, ist am ersten und zweiten Bogen auf der Höhe ihrer Konvexität angeheftet, ist ganz vollständig und besteht nur aus zwei epithelialen Schichten, wenigstens im grösseren Teile ihrer Ausdehnung, denn am ventralen Ende der Bogen schiebt sich sich eine schmale Zone von Mesenchymgewebe zwischen diese beiden Lagen. In den weiter ventral gelegenen Schnitten der Serie erscheinen dann die zu den Bogen gehörigen Arterien.

Die zweiten Bogen sind etwas dünner als die ersten und im Querschnitt (ungefähr in der Mitte) deutlich von vorn nach hinten abgeplattet. Ihre Längsachsen sind auch fast parallel, jedoch ist der Zwischenraum zwischen ihren inneren Flächen geräumiger als bei den ersten Bogen, so dass in der Mediangegend des Mundbodens eine von den Bogen begrenzte tiefe Rinne gebildet wird. Diese Rinne lässt sich mehr oder weniger deutlich nach hinten zwischen die übrigen Bogen verfolgen, wobei man aber ihre immer mehr zunehmende Breite bemerken kann.

Die Tasche, die diese Bogen nach hinten begrenzt, die zweite Schlundtasche, ist immer sehr tief, tiefer als die erste, da die Verschlussmembran an der äusseren Kante des zweiten und dritten Bogens ansetzt, nicht wie bei den ersten beiden Bogen auf der Höhe der Konvexität (cf. Textfigur 7). Soweit diese Membran vorhanden ist, besteht sie aus zwei Lagen von Epithelzellen, ohne dazwischen liegendes Mesenchymgewebe. Sie ist ebenfalls ganz vollständig, nirgends unterbrochen.

Die nun folgenden dritten Bogen sind aussen gegen die zweiten leidlich deutlich abgegrenzt, aber nicht mehr gegen die folgenden vierten. Die äussere dritte und vierte Schlundtasche existiert also noch nicht. Auch die zweite äussere Schlundtasche war schon nicht mehr so tief, wie die erste, wegen des geschilderten Ansatzes der Membran; nur im ventralen Abschnitt

Figur 7.



Querschnitt der drei ersten Schlundbogen von der Ente, Stadium IV, um die Art der Anheftung der Verschlussmembranen der Schlundtaschen an den Schlundbogen zu zeigen. In den Schlundbogen (I, II, III) sind die Arterienquerschnitte zu sehen. Vergrösserung 1 : 75.

kann man eigentlich von einer deutlichen äusseren zweiten Schlundtasche reden.

Die dritten Bogen selbst sind von innen her gesehen dorsal erheblich breiter als ventral. Ihre Längsachsen konvergieren schon ziemlich stark, in einem Winkel, der nicht ganz 90° gross ist.

Ihre medialen Enden berühren sich nicht in der Mittellinie, sondern sind durch die oben erwähnte, hier flacher werdende Rinne von einander getrennt.

Die tiefen, ziemlich frontal gestellten dritten Schlundtaschen sind durch eine Membran, die nur aus zwei Epithellagen besteht, vollständig verschlossen. Dadurch, dass diese Membran nach aussen etwas vorgewölbt ist, wird das Zustandekommen äusserer dritter Schlundtaschen verhindert, ja in ihrem ventralen Teile buckelt sie sogar die äussere Wand der Kiemenregion etwas vor,

so dass an der Stelle statt der äusseren Tasche eine deutliche Hervorragung entsteht.

Die vierten Schlundbogen sind ausserordentlich klein und flach, und reichen mit ihrem ventralen Ende bei weitem nicht so stark zur Mittellinie vor wie die dritten Bogen, hinter denen sie geradezu versteckt liegen. Ihre mediale Seite erreicht überhaupt nicht die vorher besprochene mediane Rinne. Nach vorn sind sie deutlich durch die dritte Schlundtasche, kaudalwärts dagegen nur durch eine flache Einziehung — die vierte Schlundtasche — begrenzt.

Diese vierte innere Tasche erreicht mit ihrem Epithel nicht die äussere Epithellage, zwischen beiden ist eine beträchtliche Lage von Mesenchym. Sie zeichnet sich aber vor allen übrigen Taschen durch ihr ausserordentlich hohes Epithel aus, das beinahe noch einmal so hoch ist, wie das der übrigen Taschen.

Nun folgen keine deutlich abgrenzbaren Bogen mehr, sondern auf beiden Seiten schiebt sich von der Seitenwand des Schlundes ein flacher, breiter Wulst nach vorn, der sich an das mediale Ende der dritten Bogen anlegt. Zwischen diesen beiden Wülsten setzt sich die nun flacher gewordene mediane Rinne fort. Am kaudalen Ende der beiden Wülste verengt sich das Eingeweiderohr in bekannter Weise und seine ventrale Wand wird etwas vorgewölbt, wofür offenbar das sehr ausgedehnte Herz die Veranlassung gibt (cf. das über den Herzwulst bei Reptilien gesagte).

Diese beiden Wülste, die eben beschrieben sind, lassen sich der Form und Lage nach den sechsten Schlundbogen der Reptilien vergleichen: sie flankieren hier wie dort den Eingang zum Darmrohr.

Wir werden bald sehen, ob wir zu diesem Vergleich ein Recht haben.

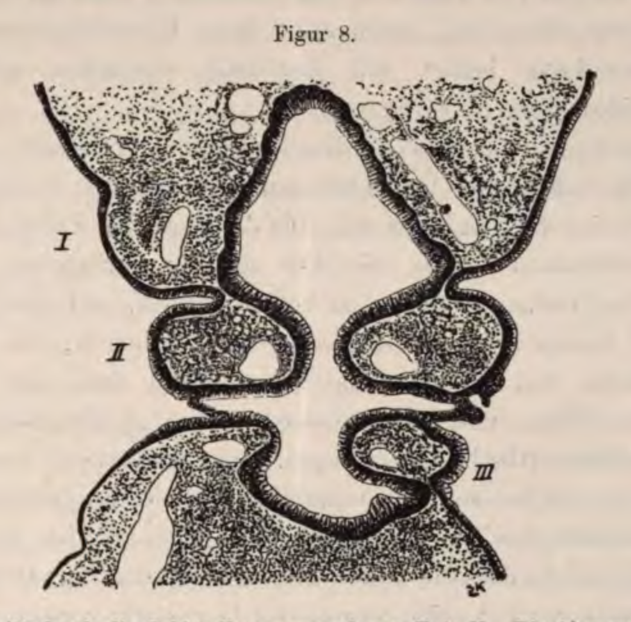
Über die zwischen den medialen Enden der Schlundbogen gelegene Rinne (also eine Mesobranchialrinne) ist noch zu sagen,

dass sie sich in ihrem mittleren Teile durch sehr hohes Epithel auszeichnet; von einer Thyreoideaanlage, die in den Mundboden hineinreicht, ist keine Spur zu sehen.

In einem etwas älteren Stadium (V), das sich recht gut an das soeben beschriebene anschliesst, sind alle Schlundbogen stärker und grösser, namentlich die ersten beiden (Tafelfigur 2).

Die ersten Bogen sind stark nach aussen vorgewölbt und durch eine breite Rinne, nicht durch einen feinen Spalt wie vorher, von einander getrennt. Ihre Längsachsen bilden demnach einen dorsalwärts offenen stumpfen Winkel. Am Mundrande bilden sie vorspringende Wülste, die durch eine spitzwinkelige Einziehung in der Mittellinie von einander getrennt sind. Die

Figur 8.



Querschnitt durch die Schlundbogengegend von Ente V. Die Abgrenzung der ersten Schlundbogen nach oben ist nicht zu sehen, dagegen sind die weit nach innen vorspringenden zweiten Bogen wohl abgegrenzt. Nur auf der rechten Seite ist der dritte Bogen frei. An der Verschlussmembran der zweiten rechten Schlundtasche sind die im Text erwähnten Exkrescenzen zu bemerken. Vergrösserung 1 : 75.

ersten Schlundtaschen sind flacher geworden, ihre Richtung ist annähernd dieselbe geblieben. Ihre Verschlussmembran ist vollständig, besteht aber nur in einem kleinen dorsalen Abschnitt aus zwei Epithellagen, während im grösseren ventralen Abschnitt schon bedeutendere Mesenchymmassen eingewachsen sind.

Die zweiten Bogen stehen mit ihren Innenflächen noch ziemlich nahe aneinander, so dass von hier an die innere Ansicht der Kiemenregion ziemlich viel Ähnlichkeit hat mit dem vorigen Stadium. In der Rinne, die sich in der Mittellinie zwischen den Visceralbogen von vorn nach hinten erstreckt, fällt der Abschnitt zwischen dem ersten und zweiten Bogen durch besonders hohes Epithel auf. Am vorderen Rande der medialen Enden der zweiten Bogen ist das besonders deutlich und man geht wohl nicht fehl, wenn man diese Epithelverdickung in Zusammenhang bringt mit der bald deutlichen mittleren Thyreoideaanlage.

Die zweite innere Schlundtasche ist wenig verändert, ebenso weist die vollständige Verschlussmembran dieselben Verhältnisse auf wie im vorigen Stadium. Die ektodermale Epithellamelle dieser Membran besitzt, wie dies auch in geringerem Grade schon im vorigen Stadium zu bemerken war, auf dem Querschnitt knospen- und warzenähnliche Bildungen, die durch eine Reihe von Schnitten hin zu verfolgen sind, also kleine Leisten bilden und die äussere zweite Schlundtasche in verschiedene Abschnitte zerlegen. Bemerkenswert erscheint, dass hier wie im ersten Stadium diese Bildungen nur auf der rechten Seite des Embryo zu bemerken sind. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass die linke Seite deswegen derartige Bildungen nicht zeigt, weil sie sich wegen des hier stark vorspringenden Herzens nicht so frei entwickeln kann. Was diese kleinen Leisten zu bedeuten haben, ist nicht zu erkennen.

Die dritten Bogen haben an Länge und Breite ebenfalls zugenommen, haben an ihren medialen Enden zwischen sich

die Fortsetzung der mehrfach erwähnten mesobranchialen Rinne, zeigen sonst aber nichts bemerkenswertes.

Über die dritten Schlundtaschen ist zu berichten, dass sie noch sehr tief sind, dass aber nun äussere Einziehungen zu bemerken sind, dass jetzt also auch aussen der dritte Schlundbogen abgegrenzt werden kann.

Ihre Verschlussmembran ist nur im dorsalen kleineren Teil ohne Mesenchym, der ventrale Abschnitt zeigt davon eine dünne Schicht zwischen den beiden Epithellamellen.

Die vierten Bogen haben ebenfalls an Grösse, namentlich an Länge zugenommen, und begeben sich schon ziemlich nahe an die jetzt flacher werdende mesobranchiale Rinne heran. Die vierte innere Schlundtasche erreicht noch nicht das Ektoderm, ist aber nicht mehr ganz so flach wie früher. Eine äussere vierte Tasche ist noch nicht ausgebildet.

Über das nun folgende Branchialgebiet ist weiter nichts zu berichten.

Das Stadium VI, das ebenfalls bei 100facher Vergrösserung rekonstruiert wurde, zeigt die weiter fortschreitende Abflachung des Mundbodens, die durch den immer mehr hervortretenden frontalen Verlauf der Längsachse der Schlundbogen bewirkt wird. Der Vergleich der Tafelfigur 2 und 3 zeigen das Breiterwerden der Branchialregion sehr deutlich.

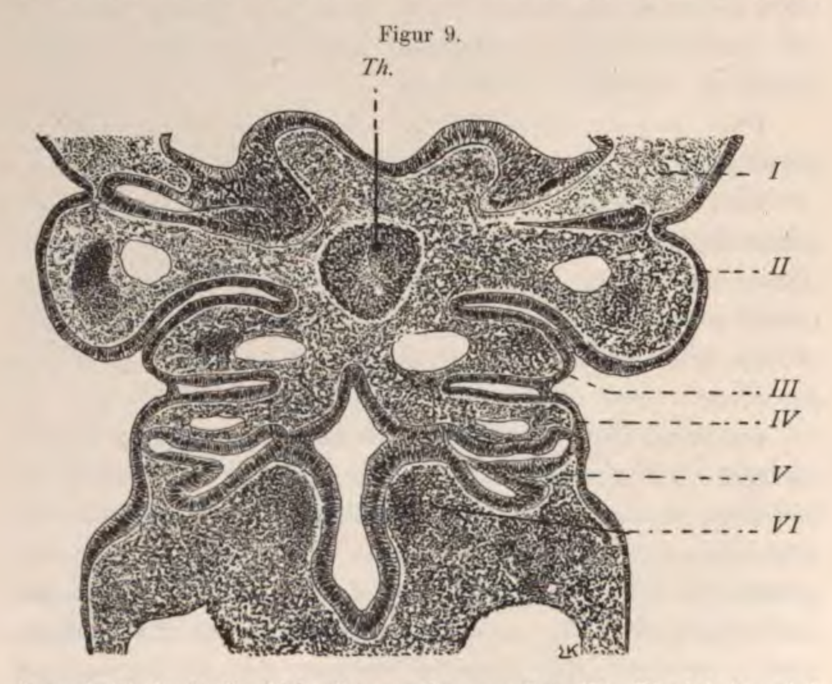
Die ersten Bogen, die namentlich nach unten stark gewulstet vorragen, haben ziemlich breite Flächen der Mundhöhle zugewendet, die fast in einer Ebene liegen. Die ersten inneren Schlundtaschen liegen beide in einer frontal verlaufenden fast geraden Linie, sie sind soweit sie dem Mundbogen angehören, stark abgeflacht. Erst an der lateralen Wand der Rachenhöhle werden sie tiefer. Die äusseren Taschen sind sehr tief und im ganzen Verlauf der Bogen deutlich. Die Verschlussmembran ist an dem mir vorliegenden Präparat nirgends unterbrochen. Nur die oberste dorsale Ausbuchtung der ersten Taschen hat

eine Verschlussmembran, die aus zwei Lagen von Epithel besteht. Die Schicksale dieser Gegend interessieren uns hier aber nicht. Sonst hängen die ersten und zweiten Bogen schon durch breite Mesenchymgebiete mit einander zusammen. Also auch bei der Ente, wie bei Lacerta findet bis jetzt in diesem Bereich ein Durchbruch der ersten Schlundtasche nach aussen nicht statt.

Die Begrenzung des Mundeinganges wird von dem vorderen Rande der beiden ersten Schlundbogen gebildet, die hier mit einem rundlichen Buckel nach vorn vorragen. Die dazwischen befindliche mediane Einsenkung ist ziemlich tief.

Die zweiten Schlundbogen sind nach der Mundhöhle zu auffallend schmal geworden. Ihre vordere Abgrenzung gegen

Figur 9.



Querschnitt durch die Schlundbogenregion von Ente VI. Die Arterien sind hell gelassen. In dem II. und III. Schlundbogen sind die dunklen Zellanhäufungen die Branchiocoelomreste. Th = mediane Thyreoideaanlage I—VI, Zahl der Schlundbogen, die durch fünf Schlundtaschen begrenzt sind. Vergrösserung 1:75

die ersten Bogen hin ist undeutlicher, weil eben die ersten Schlundtaschen stark abgeflacht sind.

Ihre medialen Enden sind nun nicht mehr durch den Anfang der vorerwähnten mesobranchialen Rinne von einander getrennt, denn an Stelle der Rinne ist hier eine flache nach hinten etwas zugespitzte Hervorragung entstanden, die eine Copula für diese zweiten Bogen bildet, und zweifellos auch jenem von früheren Betrachtungen her bekannten Gebilde zu homologisieren ist. Unmittelbar vor dieser Copula liegt eine Vertiefung, der eine ca. 40 μ tiefe Epitheleinsenkung entspricht, die nun ganz deutlich als mediane Thyreoideaanlage zu erkennen ist (cf. Tafelfigur 3 und Textfigur 9).

Die zweiten Schlundtaschen sind zum grössten Teile durchgängig, so dass die Mundhöhle durch sie in einem feinen Spalt nach aussen kommuniziert. Am dorsalen und ventralen Abschnitt ist noch ein Teil der Verschlussmembran erhalten, die dann an diesen Stellen ohne Mesenchym ist.

Die dritten Bogen überragen an Breite die zweiten beträchtlich, haben sich sonst aber an Form und Gestalt nicht wesentlich gegen die Verhältnisse von Stadium V verändert. Zwischen ihre medialen Enden reicht oral noch die hintere Spitze der eben beschriebenen Copula, während aboral noch jene mesobranchiale Rinne zu sehen ist, die sich bis zu dem sechsten Bogen hin erstreckt.

Ihre aboralen Ränder überragen etwas die dritten Schlundtaschen, so dass diese nicht mehr so direkt zugänglich sind, wie im vorigen Stadium. Die Verschlussmembran ist vollständig und besteht durchweg aus zwei Lagen von Epithel.

Die vierten Bogen sind erheblich länger geworden, aber immer noch sehr schmal und teilweise von den überragenden Rändern der dritten Bogen verdeckt. Ihre medialen Enden reichen, links etwas mehr wie rechts, an die mesobranchiale Rinne heran und beteiligen sich an der leistenartigen Verbin-

dung, die die hinteren medialen Bogenenden vereinigt und auf jeder Seite den erhöhten Rand der Rinne bildet.

Die vierte Schlundtasche ist nun auch spaltförmig geworden und reicht im ganzen dorsalen Abschnitt an das Ektoderm heran; nur der ventrale Teil ist von ihm noch durch Mesenchym getrennt. Die Verschlussmembran ist überall vollständig.

Hinter ihnen sind nun auch die fünften Bogen deutlich geworden, die im vorigen Stadium noch ganz fehlten. Sie sind aber sehr schmal, enden medial zugespitzt und erreichen mit dieser Spitze nicht den Rand der mesobranchialen Rinne. Sie sind ganz versteckt hinter dem vierten Bogen. Ihre fünfte Tasche ist klein und schmal und sieht auf den Schnitten durch diese Gegend (cf. Textfigur 9) wie ein Ast der vierten Tasche aus. Das sie innen auskleidende Entoderm reicht nicht bis an das Ektoderm heran.

Das Epithel der vierten und fünften Schlundtasche ist im Vergleich zu dem der übrigen Taschen nun nicht mehr wesentlich erhöht.

Die sechsten Bogen sind mächtig entwickelt; ihnen fehlt aber, wie aus früheren Erörterungen verständlich, die Abgrenzung durch eine Schlundtasche. An ihren medialen Enden geht die mesobranchiale Rinne weiter bis in das geschlossene Darmrohr hinein, das in seinem ventralen Teile die beiden Lungensäckchen als längliche Ausstülpungen zeigt, die sich genau wie Schlundtaschen verhalten, aber wohl mehr kaudal gelegenen Taschen zu homologisieren sind. Auch bei der Ente können diese sechsten Bogenrudimente als Arythenoidwülste bezeichnet werden.

Im folgenden Stadium VII sind im ganzen wenige, aber immerhin bedeutungsvolle Änderungen eingetreten (Tafelfigur 4).

Die ersten Bogen haben im oral-aboralen Durchmesser beträchtlich zugenommen. Die an ihrem vorderen Rande vorspringenden Wülste sind stärker und die zwischen ihnen liegende mediane Furche is tiefer geworden. Die erste Schlundtaschet

ist am Mundboden fast vollständig verschwunden, nur an der lateralen Wand ist sie noch zu erkennen. Dementsprechend ist natürlich auch die Grenze zwischen dem ersten und zweiten Bogen verwischt. Dagegen ist in der Medienebene diese Grenze noch zu erkennen, weil dort die mediane Thyreoideaanlage deutlich ist, die hier wie bei allen untersuchten Tieren fast ganz genau an der vorderen Grenze der zweiten Bogen liegt. Sie besteht aus einer kleinen Grube, die einen kreisförmigen Eingang mit einem Durchmesser von ca. 40 μ, hat. Im Grunde der Vertiefung liegt eine starke Epithelverdickung.

Vor dieser Grube liegt nun eine kleine deutliche Erhebung, die von ihr bis zur medianen Furche zwischen den beiden Wülsten der ersten Bogen reicht. Nach beiden Seiten hin fällt diese Erhebung allmählich ab und verliert sich volständig im Niveau der ventralen Flächen der ersten Bogen. Sie macht den Eindruck eine Copula der ersten Bogen, ist aber nach den bisher in der Tierreihe gesammelten Erfahrungen, und nach ihrem weiteren Schicksal als Tuberculum impar aufzufassen. Damit haben wir also eine für die Zungenentwickelung wichtige Erscheinung in ihrem ersten Auftreten vor uns, die wir in ihrer weiteren Ausbildung in späteren Stadien zu verfolgen haben werden.

Die erste Schlundtasche ist am Mundboden so gut wie nicht mehr vorhanden, aber aussen ist noch sehr deutlich eine tiefe Furche zwischen dem ersten und zweiten Bogen zu erkennen; auch die folgenden Bogen bis zum vierten sind aussen in ihrer typischen Ausbildung zu sehen, genau wie im vorigen Stadium, bei dessen Beschreibung darauf jedoch keine Rücksicht genommen wurde. Auch die zweiten Bogen sind aussen, um das gleich vorweg zu nehmen, durch eine tiefe Furche von den dritten getrennt, die aber, ebenso wie die vierten nur durch eine seichte Vertiefung begrenzt werden, und als kleine Hervorragungen zwischen den zweiten Bogen und dem mächtig vorspringenden

Herzwulst gewissermafsen eingeklemmt sind. Dies ist ja das von anderweitigen Beschreibungen und Abbildungen her wohlbekannte Bild.

Hinter der medianen Thyreoideaanlage liegt das vom vorigen Stadium her bekannte dreiseitige Gebilde, das als Copula gedeutet wurde. Mit seinem vorderen Ende gehört es, wie vorhin erwähnt, dem Gebiet des zweiten Bogen an.

Die zweiten Schlundtaschen sind am Mundboden nur ganz flache Rinnen am vorderen Rande der dritten Bogen. Die Verschlussmembran fehlt ihnen teilweise, ähnlich wie im vorhergehenden Stadium.

Die dritten Bogen sind noch immer sehr stark, sind durchaus nicht flacher, als vorher und springen wulstartig in die Mundhöhle vor. Sie sind noch von der Copula durch eine seichte Rinne getrennt. An ihr mediales, hinteres Ende tritt von hinten her die leistenartige Verdickung jederseits heran, die jene mesobranchiale Rinne begrenzt, die auch in diesem Stadium noch deutlich vorhanden ist. Die dritten inneren Taschen sind noch sehr deutlich, reichen fast in ganzer Ausdehnung an das Ektoderm, ihre Verschlussmembran ist in ganzer Ausdehnung erhalten.

Die vierten Bogen sind erheblich stärker geworden, ihre medialen Enden reichen bis an die soeben erwähnte Leiste jederseits heran. Die vierten inneren Taschen reichen, mit Ausnahme ihres ventralen Endes an das Ektoderm; die Verschlussmembran ist vollständig.

Die fünften Bogen sind noch verhältnismäfsig klein geblieben, enden medial zugespitzt und werden ebenso wie vorher durch die Verlängerung der Arythenoidwülste von der Branchialleiste abgedrängt. Dadurch, dass diese sechsten Bogen sich mit ihren medialen Flächen dicht an einander legen, wird der Eingang zum Darmrohr und zu den Lungen ganz eng, spaltförmig.

Die fünften Schlundtaschen reichen nicht an das Ektoderm heran.

Das sich nun unmittelbar anschliessende Stadium IX, das bei 80 facher Vergrösserung rekonstruiert wurde, (Tafelfigur 5) zeigt eigentümliche und bemerkenswerte Veränderungen.

Die vierten Bogen sind an ihrer der Mundhöhle zugewendeten Seite noch breiter geworden. An ihrem vorderen Rande haben sie sich nicht wesentlich verändert.

Die Abgrenzung gegen die zweiten Bogen ist am Mundboden noch undeutlicher geworden, als im vorigen Stadium. Dafür hat das Tuberculum impar, das wir soeben in seiner Entstehung beobachten konnten, an Ausdehnung zugenommen. Seine Prominenz in die Mundhöhle hinein ist nicht wesentlich vergrössert, aber sein sagittaler Durchmesser ist bedeutend länger geworden; die Folge davon ist, dass die mediane Thyreoideaanlage, die wir im vorigen Stadium noch an ihrer typischen Stelle sahen, nach hinten in das Gebiet der zweiten Schlundtasche verschoben ist, denn wir sehen den Eingang zu der epithelialen Einstülpung der Thyreoidea in einer Linie liegen, die die medialen Enden der dritten Schlundtaschen mit einander verbindet. Sie liegt nun also am vorderen Rande des dritten Schlundbogen, in der Medianebene.

Dieser zweifellos wichtige und eigentümliche Prozess ist nur so zu erklären, dass durch das Wachsen des Tuberculum impar mechanisch jene Drüsenanlage aboral verlagert wurde, und dies konnte nur deswegen zustande kommen, weil die zweiten Schlundbogen in ihren medialen Gebieten stark reduziert sind.

Die seitlichen Abhänge des Tuberculum impar verlieren sich ganz allmählich in den oberen Flächen der ersten und zweiten Schlundbogen, deren Grenze verwischt ist. Es besteht deswegen bei der Ente keine scharfe seitliche Abgrenzung des Tuberculum impar.

Dass die mediane, aborale Ausdehnung des Tuberculum impar die Thyreoideaanlage nach hinten (aboral) drängt, kann

man übrigens teilweise an den Schnitten selbst sehen. Die Schnitte müssen symmetrische Flachschnitte durch die Kiemengegend, also so geführt sein, dass möglichst viele Kiemenbögen auf dem Schnitt getroffen sind. Dann sieht man, dass in der Umgebung der Thyreoidea Zellen liegen die hauptsächlich — entsprechend der Wanderung der Drüse nach hinten — in oral-aboraler Richtung mit ihrer Längsachse gestellt sind. In der Gegend der Schlundbogen selbst liegen die Zellen dagegen meist frontal gestellt, also parallel der Längsachse dieser Bogen.

Natürlich wird diese Stellung der Zellen nicht von ausschlaggebender Bedeutung sein, sie ist ausserdem schwer zu beobachten, da es sich um genaue Auswahl des passenden Stadium handelt, muss aber doch schliesslich in Betracht gezogen werden.

Die Einstülpung der medianen Thyreoidea zeigt auf dem Querschnitt die Form einer Ellipse, deren kleine Achse in oral-aboraler Richtung liegt. Da auf früheren Stadien diese Anlage einen fast genau kreisrunden Querschnitt hat, wird man diese Umgestaltung wohl auch auf Rechnung des eben besprochenen Druckes setzen können. Die ganze Anlage ist 0,1 mm lang und ihr Lumen hat eine Länge von 0,08 mm.

Die erste Schlundtasche, die sich, wie gesagt, fast gar nicht mehr an der Reliefbildung des Mundbodens beteiligt, ist auf dem Schnitt doch insofern noch zu erkennen, als das Epithel in ihrem Bereiche noch ein klein wenig in das unterliegende Bindegewebe eingesenkt ist. An der lateralen Wand der Mundhöhle ist diese Tasche natürlich noch dauernd vorhanden, aber es ist hier nicht der Ort auf ihre weiteren im allgemeinen ja bekannten Schicksale einzugehen.

Die zweite innere Schlundtasche ist immer noch durchgängig und hat überhaupt keine Verschlussmembran. An manchen Stellen, namentlich an ihrem ventralen Abschnitt liegen

allerdings die Epithelien der zweiten und dritten Bogen so dicht an einander, dass man fast von einer Verklebung reden kann.

Die dritten Bogen sind noch sehr mächtig und haben sich in ihrer Form nicht wesentlich geändert. Ihre medialen Enden fassen die Kopula zwischen sich, die also auch aboral verschoben ist, denn wir sahen früher, dass vor ihnen die Copula (zum zweiten Bogengebiet gehörig) lag.

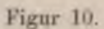
Die Copula ist ein flacher Höcker, der unmittelbar hinter der medianen Thyreoidea liegt und gegen die dritten Bogen durch eine leichte Furche abgesetzt ist. Nach hinten fällt die Copula stark ab, und an sie setzt sich die jetzt sehr seichte mesobranchiale Rinne an. Zu den Seitenwülsten dieser Rinne begeben sich die medialen Enden der vierten Schlundbogen.

Die dritte innere Schlundtasche ist vollständig durch die epitheliale Membran verschlossen.

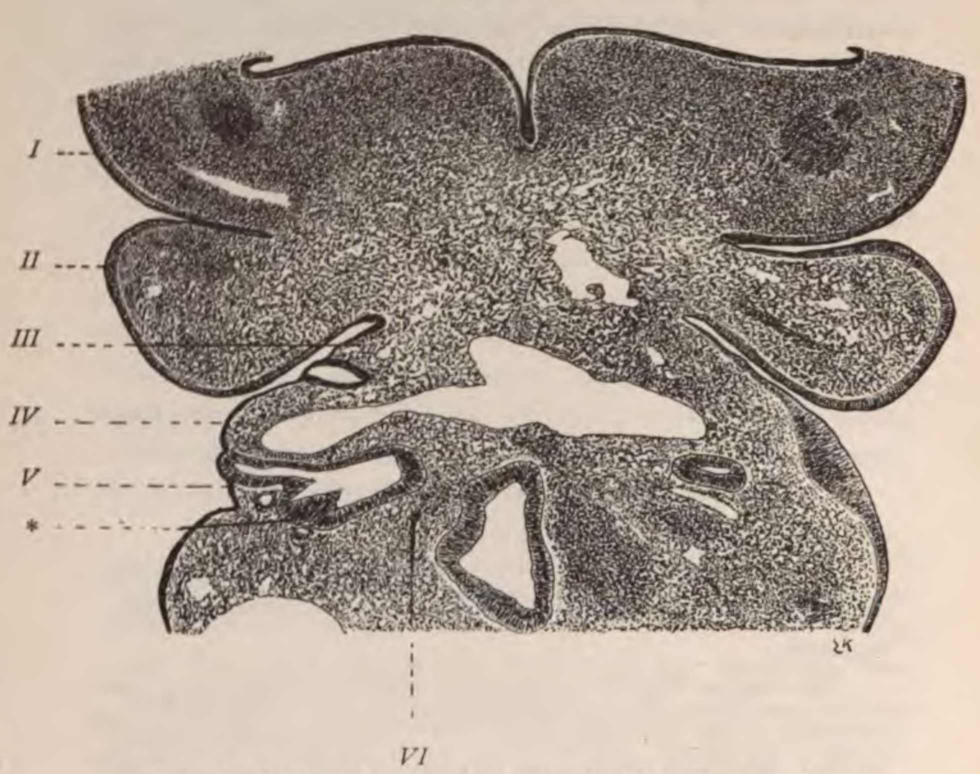
Die vierten Bogen sind etwas mächtiger geworden und sind gar nicht von den Seitenwülsten der mesobranchialen Rinne abgesetzt.

Die vierten Taschen reichen im mittleren Gebiet ihrer Ausdehnung an die Epidermis heran, während sie im ventralen und dorsalen Abschnitt noch von ihr durch Bindegewebe getrennt sind. Die Membran ist natürlich ganz vollständig.

Die fünften Schlundbogen sind sehr kleine Wülste, die hinter den vierten fast versteckt sind. Sie sind gegen das vorige Stadium verhältnismäfsig kleiner geworden. Die fünften Taschen erreichen nicht das äussere Epithel. Von diesen Taschen geht auf mehreren Schnitten im spitzen Winkel noch ein kleiner mit demselben Epithel ausgekleideter Spaltraum ab; in der Rekonstruktion liegt dementsprechend hinter den fünften Bogen auf beiden Seiten noch ein kleiner schmaler Wulst, der dieselbe Verlaufsrichtung wie jener Bogen hat (cf. Textfigur 10). In ihm liegt auch ein ganz kleines Gefäss, das in die Arterie des fünften Bogens einzumünden scheint. Ob man diesen kleinen



Figur 10.



Querschnitt durch die Schlundbogenregion von der Ente IX. Bemerkenswert ist hier die auf der linken Seite der Figur getroffene vierte und fünfte innere Schlundtasche. In den grossen epithelial ausgekleideten Raum mündet die fünfte Schlundtasche, die kaudal von dem V. Schlundbogen liegt; auf diesen fünften Bogen folgt dann noch ein kleiner Vorsprung in den Hohlraum, der ein kleines Gefäss enthält (*). cf. Text-Seite 331. Vergrösserung ca. 1 : 70.

Wulst noch als Schlundbogen zu bezeichnen berechtigt ist, kann hier nicht erörtert werden, die beobachteten Tatsachen scheinen dafür zu sprechen; darüber sollen noch eingehendere Untersuchungen gemacht werden.

An einem etwas jüngeren Stadium ist von dem Wulst nur eine ganz schwache Andeutung vorhanden. Das Epithel, das aboral die kleinen, sich von der fünften Tasche abzweigenden

Spaltraum begrenzt, ist beträchtlich verdickt, fast noch einmal so dick wie das Epithel der anderen Taschen.

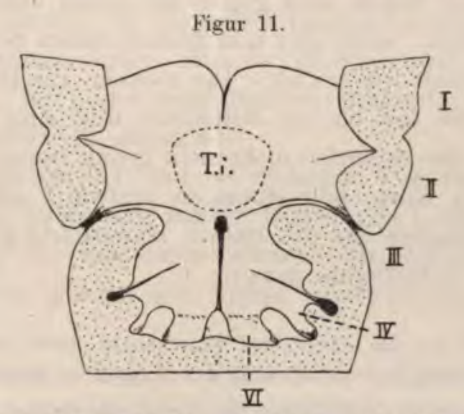
Die sechsten Bogen (die Arythenoidwülste) begrenzen den Kehlkopfseingang, wie aus der Tafelfigur 5 zu ersehen ist; ihr Verlauf ist sagittal und sie sind durch eine starke Knickung von den Leisten zur Seite der mesobranchialen Rinne getrennt.

Im Stadium X, das bei 60facher Vergrösserung rekonstruiert wurde, betreffen die wesentlichsten Veränderungen wieder die Region der vorderen Schlundbogen (Tafelfigur 6).

Die ersten Bogen sind nach der Mundhöhle hin nicht mehr so flach wie bisher, sondern entsprechend den beiden Wülsten an ihrem vorderen Rande, haben sich nun auf ihrer oberen Fläche zwei — auf jeder Seite eine — niedere aber ziemlich breite Erhebungen gebildet. Von dem Tuberculum impar sind sie durch eine ganz flache Grube getrennt. Die ersten Schlundtaschen sind gegen frühere Stadien wieder etwas deutlicher geworden, sind aber doch nur ganz flache Rinnen.

Das Tuberculum impar reicht von dem Spalt, der die beiden oralen Wulstungen der ersten Bogen trennt, bis zu der immer

Figur 11.



Konturzeichnung der Rekonstruktion von Stadium X. Die ungefähre Grenze des Tuberculum impar (T. i.) ist eingezeichnet. I, II, III, IV, VI die entsprechenden Schlundbogen. Die impare mediane Thyreoideaanlage ist die schwarze Stelle unmittelbar hinter dem Tuberculum impar.

noch sehr deutlichen medianen Thyreoideaanlage. Seine seitliche Abgrenzung ist gegen die ersten Bogen, wie eben angegeben, deutlich, gegen die zweiten aber sehr wenig deutlich. Ungefähr würde seine Ausdehnung dem in der Textfigur 11 angezeichneten Gebiete entsprechen.

Von einem im Alter ungefähr gleichen Stadium wurde auch eine Rekonstruktion gemacht. Die seitliche Ausdehnung des Gebietes des Tuberculum impar ist genau so wie soeben beschrieben, aber die Hervorragung des Tuberculum in die Rachenhöhle ist erheblich grösser als in irgend einem anderen Stadium. Das mag damit zusammenhängen, dass dies Modell nach einer Sagittalserie rekonstruiert wurde, während die meisten anderen nach Serien gearbeitet wurden, in denen die Schnitte flach durch den Mundboden gingen, wie dies die meisten Textfiguren zeigen (9, 10). Die Verschiebung, die die Schnitte durch das Schneiden, auch wenn sie sehr gut eingebettet und gestreckt wurden, erleiden, ist ein Faktor, der gewiss nicht zu vernachlässigen ist, und der solche Verschiedenheiten der Modelle recht gut erklären kann[1]).

Die zweiten Bogen sind gegen die ersten durch die lateral noch erkennbaren, sonst aber sehr flachen ersten Schlundtaschen abgegrenzt, genau wie vorher. Die zweiten Taschen sind sehr deutlich, reichen fast bis zur Mittellinie und sind immer noch durchgängig. Sie verlaufen nicht mehr genau frontal, wie früher, sondern bilden einen sehr stumpfen oralwärts offenen Winkel — auch ein Zeichen für die weitere, aboralwärts gerichtete Ausdehnung des Tuberculum impar.

[1]) Um mich von den eventuellen Täuschungen durch Schrumpfung der Präparate beim Einbetten etc. so weit wie möglich unabhängig zu machen, habe ich, wenn irgend durchführbar, die betreffende Gegend der Embryonen bei schwacher Vergrösserung auspräpariert. Dabei stellte sich immer heraus, dass die Ergebnisse der Rekonstruktionen sehr brauchbar waren und keiner wesentlichen Korrektion bedurften.

In der Mittellinie liegt dann wieder unmittelbar hinter den zweiten Taschen die 0,1 mm lange Thyreoideaanlage. Von dieser aus erstreckt sich in diesem Stadium eine ziemlich enge, schmale Rinne, die sich dann in den Kehlkopfseingang (Arytaenoidwülste, sechste Bogen) verliert. Dies Verhalten ist auffallend, denn in den vorherigen Stadien lag dort das als Copula gedeutete Gebiet, von dem jetzt keine Spur mehr zu sehen ist. Es ist nicht unmöglich, dass durch irgend welche rasch vorübergehende Wachstumsbedingungen dieses kleine Kopulargebiet in die Tiefe der Rinne verlagert wird. In späteren, gleich darauf folgenden Stadien ist die Rinne nämlich verschwunden und an ihrer Stelle eine kleine Leiste entstanden. Vielleicht ist bei diesem Embryo — denn sonst wurde niemals ähnliches bei anderen gleich alten Embryonen beobachtet — auch eine Anomalie oder ein mechanischer Insult, die Veranlassung zu diesem merkwürdigen Verhalten. Man braucht wohl auch kaum grosses Gewicht darauf zu legen, weil sich die späteren Stadien ganz wohl an das Stadium IX anschliessen.

Auf die übrigen Teile dieses Modells soll hier nicht genauer eingegangen werden, da sie nichts besonderes zeigen. Es mag aber doch erwähnt werden, dass der im Stadium IX beschriebene kleine Wulst, der hinter dem fünften Schlundbogen lag, auch hier sehr deutlich zu sehen ist.

Im Stadium XI, das bei 80 facher Vergrösserung rekonstruiert wurde, haben sich weitere, bedeutende Veränderungen im oralen Gebiet der uns interessierenden Gegend abgespielt, die sich aber ganz gut an die bisher beschriebenen Verhältnisse anschliessen.

Sofort muss schon bei oberflächlicher Betrachtung (Tafelfigur 7) die bedeutende Verbreiterung der oralen Gebiete auffallen.

Schon die ersten Bogen nehmen an dieser Verbreiterung teil. Die oralen Ränder der ersten Bogen ragen als sehr starke

Wülste, median durch eine tiefe Einziehung getrennt, weiter als bisher hervor.

An ihrer der Mundhöhle zugekehrten Fläche liegen zu beiden Seiten der medianen Furche die vorher schon erwähnten, jetzt aber stärker gewordenen hügelförmigen Erhebungen, die auch lateral gegen das weitere Gebiet der ersten Bogen gut abgegrenzt sind.

Diese beiden Wülste, die, wie wir sehen werden, den von den Reptilien her bekannten seitlichen Zungenwülsten entsprechen, mögen nun auch hier so genannt werden. Sie sind jetzt in der Mittellinie durch eine kleine schmale Brücke in ihrem oralen Teile verbunden (cf. Tafelfigur 7). Die kleine eigenartige Brücke liegt unmittelbar hinter dem Ende der medianen Furche, die die beiden ersten Bogen von einander trennt. Sie sendet von diesem medianen Punkte je einen sich am vorderen Rande der seitlichen Zungenwülste verlierenden Schenkel nach vorn. Die beiden Schenkel bilden mit einander einen oralwärts offenen, ungefähr 60° grossen Winkel.

Hinter dem Scheitel dieses Winkels liegt eine unregelmäfsig vierseitige, deutliche Vertiefung, die lateral von den hinteren Abschnitten der seitlichen Zungenwülste und hinten von dem vorderen Abhang des Tuberculum impar begrenzt wird. Will man die Brücke als eine Art Copula der ersten Schlundbogen auffassen, so ist formell dagegen nicht viel zu sagen; es könnten nur vergleichend anatomische Bedenken geltend gemacht werden, die vorläufig für mich mafsgebend sind, von dieser Bezeichnung, die ja zugleich eine Homologie in sich schliesst, abzusehen.

Die ersten Schlundtaschen sind hier an dem Mundhöhlenboden sehr wenig deutlich. Die zweiten Bogen sind innen stark abgeflacht, so dass von ihnen nicht viel zu sagen ist. Die dazu gehörigen zweiten Schlundtaschen sind immer noch sehr tief; von ihnen soll gleich weiter die Rede sein, wir haben vorher noch die wichtige Gegend des Tuberculum impar zu schildern.

Dies Gebilde zeichnet sich durch besonders starkes Wachstum aus, und ihm ist vor allem die oben erwähnte Verbreiterung der ganzen Gegend zuzuschreiben.

Seinen oralen Rand hatten wir schon erwähnt, er grenzt an den aboralen Umfang der vierseitigen median gelegenen Vertiefung.

Seitlich hat das Tuberculum sich ebenfalls erheblich ausgedehnt, und ist dort durch eine leichte Furche gegen die seitlichen Zungenwülste wohl abgrenzbar.

Wie vorher schon, macht auch jetzt die Abgrenzung des Tuberculum gegen die zweiten Bogen Schwierigkeit. Allerdings sieht man jetzt, wie auch die Figur 7 zeigt, einen ganz seichten Abhang von dem allseitig erhobenen Gebiet des Tuberculum impar zu dem Niveau der abgeflachten zweiten Bogen abfallen, so dass man wohl berechtigt ist, hierin die laterale Grenze des Tuberculum zu sehen. Dann würde das Tuberculum gegen die Fläche der zweiten Bogen zwei stumpfe Spitzen entsenden. Die Gestalt hat sich demnach gegen Stadium IX nicht unerheblich verändert.

Die hintere (aborale) Grenze ist durch die zweiten Schlundtaschen und durch die mediane Thyreoideaanlage gegeben. Auch hierhin hat sich das Tuberculum verbreitert und zwar wesentlich in der Mittellinie. Die Folge davon ist, dass die medialen Enden der zweiten Schlundtasche noch stärker aboralwärts verdrängt sind, ja man kann sogar sagen, dass sie nun die Mittellinie überhaupt nicht mehr erreichen, dass daher das Tuberculum impar fast bis an den oralen Rand der dritten Bogen reicht, vor denen die mediane Thyreoideaanlage liegt, die am Mundboden wohl zu erkennen ist; sie ist noch vollkommen mit einem Lumen versehen, das mit der Mundhöhle zusammenhängt und ist ca. 0,14 mm lang.

Um eine weitere Sicherheit in der Abgrenzung des Tuberculum gegen die Umgebung zu haben, wurde der Versuch ge-

Die Arytaenoidwülste sind sehr viel schmaler geworden und begrenzen, so wie wir es von anderen Tierklassen her kennen, den Kehlkopfseingang. In dem Maſse als diese Wülste geschrumpft sind, sind die seitlich von ihnen liegenden fünften Taschen geräumiger geworden und kommunizieren durch ein breites Loch mit der Rachenhöhle, während sie früher, ähnlich, wie die anderen Taschen, einen spaltförmigen Eingang hatten.

Noch nicht beschrieben ist die mediane, hinter der Thyreoidea liegende Gegend des Branchialgebietes. Von dieser Drüsenanlage aus zieht jetzt eine flache leistenartige Erhebung genau in der Mittellinie nach abwärts, ungefähr bis zum Anfang des Gebietes der vierten Bogen, dann beginnt eine flache Rinne, die bis zwischen die Arytaenoidwülste hineinreicht. Lateral von dieser Leiste liegt je eine flache Rinne, deren laterale Wand von einer niedrigen Erhebung gebildet wird, die an den medialen Enden der dort befindlichen Schlundbogen hinabläuft.

Diese mediane Leiste können wir entsprechend dem bei der Eidechse beobachteten Verhalten als Copularleiste betrachten; sie muss, da sie hinter der Thyreoidea beginnt, das Copulargebiet der zweiten bis vierten Bogen enthalten, da wir die primitive Lage dieser Drüsenanlage am vorderen Rande der Copula der zweiten Bogen fanden (cf. Stadium IV). Zu den zweiten Bogen hat diese Leiste aber *jetzt* gar keine Beziehung mehr, da wir ja gesehen haben, wie das stark wachsende Tuberculum impar die mediane Gegend weit nach hinten verschoben hatte. Die fünften Bogen haben keine Beteiligung an diesen medianen Bildungen, da sie nicht so weit medial reichen.

Wenn wir die Rinnenbildung von Stadium X ausser acht lassen, dann schliesst sich dieses XI. Stadium ganz gut an das IX. an. Die auf die mediane Leiste aboralwärts folgende Rinne ist ein Rest der vorher schon dort beobachteten gleichen aber längeren Bildung.

Im Stadium XIII, das bei 60facher Vergrösserung rekonstruiert wurde, (Tafelfigur 8) fällt sofort auf, dass die auf den oralen Flächen der ersten Bogen gelegenen seitlichen Zungenwülste beträchtlich an Dicke zugenommen haben, also stärker in die Mundhöhle hineinragen. Die Brücke zwischen ihren vorderen Enden, die unter der medianen Trennungsfurche einherzieht, ist noch sehr ähnlich wie im Stadium IX. Jetzt sind aber, was bedeutungsvoll ist, die beiden Abschnitte der seitlichen Zungenwülste deutlicher zu sondern, wie vorher. Die vorderen sind durch die erwähnte Brücke verbunden; die seitlich und etwas hinter ihnen gelegenen, die, wie wir sehen werden, eigentlich nur den Namen Zungenwülste verdienen, kommen in Verbindung mit dem Gebiet des Tuberculum impar, das, wie wir sogleich sehen werden, nun auch weiter oral wächst. Die oral-aboralen Durchmesser der ersten Bogen haben erheblich zugenommen.

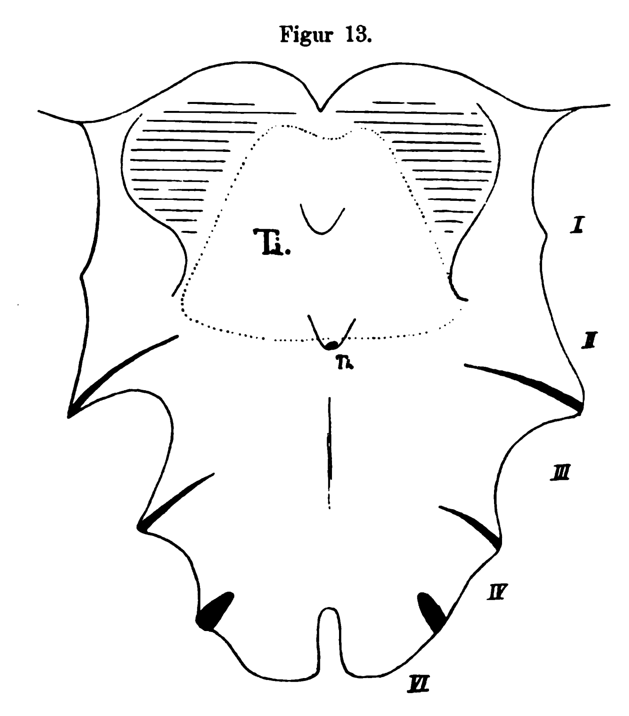
Die ersten Schlundtaschen sind an den Rekonstruktionen dieses und einiger folgender Stadien am Mundboden etwas deutlicher, die Grenzen zwischen den ersten und zweiten Bogen also ein klein wenig ausgeprägter als in den kurz vorher beschriebenen Stadien.

Die kleine Vertiefung, die unmittelbar hinter der Brücke liegt, ist noch zu erkennen, aber merklich flacher und kleiner geworden.

Die zweiten Bogen sind mäfsig stark gewölbt und hinten durch die sehr deutlichen zweiten Taschen abgegrenzt.

Das Gebiet des Tuberculum impar (cf. Textfigur 13) ist wesentlich grösser geworden und rechts und links von der kleinen Grube, die ich Zungenspitzengrube (der Name wird durch die weiteren Schilderungen erklärt werden) benennen möchte, in zwei deutliche Zipfel ausgewachsen, die sich mit den seitlichen Zungenwülsten im engeren Sinne (cf. oben) in Verbindung zu setzen versuchen, denn noch sind sie von ihnen durch einen Abhang getrennt, da die Zungenwülste stärker hervorragen, als

Figur 13.



Schematische Konturzeichnung des Mundbodens von der Ente (Stadium XIII). Durch die punktierte Linie ist das Tuberculum impar angedeutet (T. i.), das Gebiet der seitlichen Zungenwülste ist horizontal schraffiert. Die Schlundbogen sind numeriert.

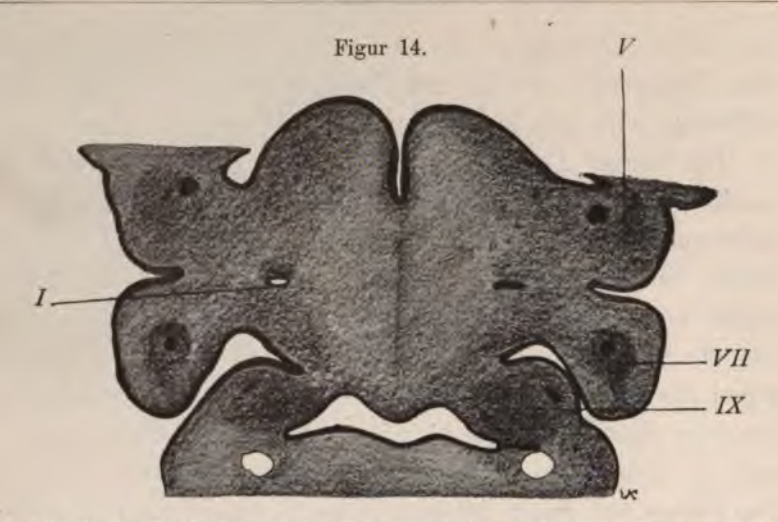
das Tuberculum. Zugleich sind aber diese Zipfel des Tuberculum in das Gebiet des ersten Schlundbogens vorgewachsen, während sie im Stadium XI noch fast ganz hinter den ersten Bogen lagen. Die beiden, auch im vorigen Stadium beschriebenen, seitlichen Zipfel verlaufen zu den zweiten Bogen hin, von denen sie hier schwer scharf abzugrenzen sind. Die hintere Grenze des Tuberculum ist in der medianen Thyreoidea-anlage und in den sich lateral anschliessenden zweiten Schlundtaschen gegeben. Die hintere Fläche des Tuberculum ist nun auch nicht mehr so gleichmäfsig gewölbt wie bisher, sondern in dem Teil, der in der Höhe der zweiten Schlundbogen liegt, ist

eine leichte Vertiefung, die als Anlage der medianen Zungenrinne bezeichnet werden mag, aufgetreten. Ihre weitere Entwickelung wird uns jetzt öfter beschäftigen.

Die hintere Grenze des Tuberculum impar ist durch die mediane Thyreoideaanlage bezeichnet, die an der Rekonstruktion nicht mehr sichtbar ist. Auf der Tafelfigur 8 ist sie jedoch mit einem feinen schwarzen Punkte bezeichnet, weil die Durchmusterung der Serien angibt, dass der epitheliale Strang genau von diesem Punkte aus in die Tiefe geht. Die Lage hat sich gegen das Stadium XI gar nicht verändert. Die Drüsenanlage hat jetzt nicht mehr, wie bisher, durchweg ein Lumen, sondern nur an ihrem blinden Ende in einer Ausdehnung von $70\,\mu$. Das übrige mundwärts gelegene Stück ist vollkommen obliteriert. Die ganze Anlage hat eine Länge von ca. 0,25 mm.

Bei der Betrachtung der Flachschnitte der Kiemenregion ist an diesem Stadium ein Punkt noch besonders beachtenswert. Man kann nämlich im medianen Teil des Tuberculum impar sehr deutlich eine mediane breite Linie finden, die wie eine Raphe aussieht. Sie fällt deswegen auf, weil in ihr die Zellen etwas dichter liegen, als in den umliegenden Partien. Diese Raphe setzt sich dann, wie man leicht verfolgen kann, bis in das Gebiet der vierten Schlundbogen fort — immer genau in der Medianebene liegend. Die Deutung dieser ziemlich dicht unter der Oberfläche liegenden Bildung kann keine Schwierigkeiten machen: sie ist aufzufassen als eine Art von Copulabildung, die dann durchaus Ähnlichkeit mit der bei der Eidechse beobachteten hat, nur mit dem Unterschiede, dass bei dem Reptil diese Copula als wohl ausgebildete Leiste in die Rachenhöhle hinein ragte, während hier bei der Ente ihr keine derartige Oberflächenerhabenheit entspricht, sondern nur die eben beschriebene histologisch differenzierte Bildung. Von der medianen Thyreoideaanlage an ist übrigens auch bei der Ente eine Leiste als Kopula erkennbar, die auch in der Tafelfigur 8 gut zu sehen

Figur 14.



Querschnitt durch die Gegend des Tuberculum impar der Ente (Stadium XIII).
Zur Demonstration der medianen Raphebildung.
V. N. trigeminus mit seinem Muskelblastem.
VII. N. facialis mit seinem Muskelblastem.
IX. N glossopharyngeus mit seinem Muskelblastem.
I. Erste Schlundtasche. Vergrösserung ca. 50fach.

ist. — So besteht auch hier das Tuberculum impar aus einem mittleren Teil (der Copula) und zwei symmetrischen seitlichen Flügeln.

Die zweiten Schlundtaschen sind flacher und kürzer geworden, sie reichen mit ihren medialen Enden nicht so nahe an die Thyreoideaanlage heran wie früher. Damit beginnt die immer weiter fortschreitende Planierung des durch die Schlundtaschen zerfurchten Mundbodens. Die Taschen sind immer noch durchgängig, aber teilweise legen sich die Epithelien der dritten und vierten Bogen so dicht aneinander, dass kaum noch ein Zwischenraum bleibt.

Die dritten Bogen sind noch breite und mächtige Bildungen, die sich wenig verändert haben. Die dritten Taschen sind spaltförmig und reichen bis an die überall intakte Epidermis. Auf die an dem Epithel der Taschen nun allmählich auftretenden Veränderungen kann hier nicht eingegangen werden.

Die vierten Bogen haben sich ebenfalls kaum verändert, sowie die dazu gehörigen vierten Taschen. Die fünften Bogen sind als Wülste verschwunden, ebenso die hinter ihnen liegenden kleinen Bildungen (cf. Textfig. 10); die fünften Taschen bleiben aber noch als kleine grubenförmige Vertiefungen bestehen und liegen nun unmittelbar lateral neben den Arytaenoidwülsten. Sie erreichen auch jetzt noch nicht die Epidermis, während die vierten Taschen von einer vollständigen, aus zwei Epithelschichten bestehenden Membran verschlossen werden.

Im Stadium XIV, das ebenfalls bei 60facher Vergrösserung rekonstruiert wurde, ist vor allem wieder ein starkes Wachstum des Gebietes der ersten und zweiten Schlundbogen in oral-aboraler Richtung zu bemerken (Tafelfigur 9).

Die ersten Bogen ragen mit ihrem vorderen Rande in starken, abgestumpften Spitzen hervor, die nahe der Mittellinie liegen, in der sie durch eine tiefe Furche von einander getrennt sind. Hinter dieser Furche liegt die jetzt wulstartig erhobene Brücke, die sehr viel deutlicher geworden ist, als im vorigen Stadium. Dort wurde bei der Besprechung der seitlichen Zungenwülste gesagt, dass diese zwei Abteilungen erkennen liessen: eine, die durch die Brücke verbunden waren, und ferner die davon seitlich liegenden Erhabenheiten, die den Anschluss zum Tuberculum impar zu gewinnen suchen. Die erstgenannten Abteilungen sind in den Wulst der brückenartigen Verbindung übergegangen, von dem sie sich nicht mehr abgrenzen lassen. Die seitlichen zweiten Abteilungen, die früher schon als die spezifischen Zungenwülste sensu strictiori bezeichnet wurden, sind nun von den ersteren durch eine tiefe Furche getrennt, die die Brücke hinten begrenzt und die mit der anderen Seite konvergierend in der Mittellinie in die Vertiefung mündet, die weiterhin Zungenspitzengrube benannt werden mag. Die Anlehnung dieser eigentlichen seitlichen Zungenwülste an das Tuberculum impar ist vollständiger geworden, so dass kaum noch eine Grenze zwischen beiden zu sehen ist.

Die Zungenspitzengrube ist jetzt etwas flacher geworden als sie bisher war, und die davon nach vorn und aussen divergierenden Furchen, die als vordere Zungenrandgräben bezeichnet sein mögen, sind tiefer als die Spitzengrube; dadurch kommt es, dass diese ursprüngliche stark eingezogene Stelle jetzt als ganz kleine Leiste vorspringt und so die Scheidung der beiden vorderen Zungenrandgräben bewirkt. So wird dann aus der Grube eine Zungenspitzenleiste.

Die ersten Schlundtaschen sind nur ganz flache, ziemlich stark lateral liegende Vertiefungen.

Die zweiten Schlundbogen sind ganz flache kurze Wülste, die hinten durch die immer noch sehr deutlichen, zweiten Schlundtaschen abgegrenzt sind.

Bei weitem am meisten Interesse beansprucht natürlich das Tuberculum impar, von dem im allgemeinen zu sagen ist, dass es erheblich an Grösse zugenommen hat. Seine vordere Abgrenzung in der Medianlinie macht keine Schwierigkeit, sie ist durch die Zungenspitzengrube gegeben. Von hier lateral liegen die beiden Zipfel, die sich mit den seitlichen Zungenwülsten fast vollständig vereinigt haben. Nur eine ganz schwache eben erkennbare Niveaudifferenz lässt noch die Grenze zwischen beiden Teilen deutlich werden. Der sich nun anschliessende Körper des Tuberculum ist in der Richtung von rechts nach links stark verbreitert, und in dieser wie in der oral-aboralen Ausdehnung stark gewölbt. In seinem hinteren Abschnitt, in der Höhe der zweiten Schlundbogen befindet sich die Anlage der medianen Rinne, die vorher nur ganz schwach angedeutet war, und die als Zungenrinne bezeichnet wird, als eine sehr deutliche viel tiefer gewordene längliche, oral etwas verbreiterte Grube. Der lateral hiervon liegende Teil des Tuberculum ist etwas schmaler als der vordere und fällt in einem sanften Abhang gegen die zweiten Schlundbogen hin ab. Dass der Abhang selbst noch zum Tuberculum gehört, ist sicher, ob es aber noch

ein Stückchen in das Gebiet des zweiten Bogen hineinreicht, ist nicht ganz sicher festzustellen. Die hintere Grenze liegt dort, wo die mediane Thyreoideaanlage[1]) sich befindet; im vorigen Stadium schon war diese im oralen Teile obliteriert. Jetzt ist dieser obliterierte Ductus thyreoglossus überhaupt nur teilweise vorhanden; aber gerade sein oberster Teil, der mit dem Epithel des Mundbodens zusammenhängt, hat sich erhalten und seine Lage ist an der Tafelfigur 9 durch einen Punkt markiert. Wie der Vergleich mit Tafelfigur 8 zeigt, hat sich seine Lage nicht verändert; er ist immer noch in der Höhe der zweiten Schlundtaschen zu finden. Wenn man von diesem Punkte eine Linie jederseits nach dem medialen Ende der zweiten Taschen zieht, dann hat man ziemlich genau die ganze hintere Grenze des Tuberculum impar.

Auch in diesem Stadium zeigen die Schnitte durch das Tuberculum impar sehr deutlich die oben beschriebene mediane Raphe, die als Copula aufzufassen ist.

Die zweiten Taschen sind noch durchgängig und verhalten sich sonst durchaus ähnlich dem vorigen Stadium.

Die dritten Schlundbogen sind kürzer geworden, soweit sie dem Mundboden angehören. Ihre Taschen (die dritten) sind kleiner geworden, reichen aber noch an die Epidermis heran. Die vierten Bogen liegen ganz unter den dritten versteckt, so dass sie in der Tafelfigur 9 nicht mehr zu erkennen sind. Die spaltförmigen vierten Taschen reichen teilweise noch an die Epidermis heran, haben aber in dem oben angedeuteten Sinne bedeutende Veränderungen durchgemacht. Die fünften Bogen und die bei ihnen liegenden kleinen Wülste sind nur noch in sehr geringfügiger Art vorhanden, offenbar ganz im Verschwinden begriffen. Die fünften Schlundtaschen liegen wie im

[1]) Das unterste Ende der Thyreoideaanlage hat sich jetzt in zwei Knospen, die noch hohl sind, geteilt. Im Stadium XIII waren diese noch nicht vorhanden.

Stadium XIII als kleine Gruben neben den Arytaenoidwülsten, die den Kehlkopfeingang flankieren. Diese sind in oral-aboraler Richtung erheblich verkürzt.

Das mesobranchiale Gebiet von dem Ductus thyreoglossus bis zum Kehlkopfseingang bedarf noch einiger Worte. Die dort im vorigen Stadium befindliche Leiste ist noch vorhanden, hat sich aber wesentlich verbreitert. Namentlich im oberen Teile ist diese Verbreiterung deutlich, so dass diese Leiste dann nach unten keilförmig zugespitzt am Beginne der Arytaenoidwülste endet. Gegen die dritten Bogen ist die breite Leiste durch eine deutliche Furche abgegrenzt. Die Stellung dieser Bogen zu der Leiste hat sich auch etwas verändert, indem sie nicht mehr im rechten, sondern in einem aboral offenen spitzen Winkel an sie herantreten. Das ganze Gebiet, das eben geschildert wurde, hat sich gegen das Stadium XIII nicht nur relativ, sondern absolut verkürzt, so dass der Kehlkopfeingang ungefähr um die Breite der vierten Bogen mehr oralwärts verschoben ist. Jetzt beginnt also der Prozess, auf den früher schon mehrfach hingewiesen wurde [1]), die Reduktion der vierten und fünften Bogen kommt dem Aufsteigen des Kehlkopfes zu gute.

Stadium XV, bei 60facher Vergrösserung rekonstruiert, ist in der Tafelfigur 10 abgebildet.

Das bedeutende Wachstum der vorderen Teile ist sofort an den sehr stark vorspringenden Unterkieferwülsten zu sehen. Ihre stärksten Vorsprünge liegen unmittelbar neben der Medianebene, in der sie durch die sehr flach gewordene Furche getrennt sind. Dementsprechend ist die Brücke, von der mehrfach die Rede war, die unmittelbar hinter der flachen Furche liegt, ebenfalls umgestaltet worden. Sie bildet jetzt eine mediane Erhebung, von der zwei kurze dicke Schenkel ausgehen, die mit ihren vorderen Enden die am weitesten vorragenden Stellen der

[1]) Vergl. den ersten Teil der Zungenarbeit und die Kehlkopfarbeit.

Unterkieferbogen bilden. Hinter dieser Formation sind jederseits die sehr tiefen vorderen Zungenrandgräben, die jetzt mit einander einen oral offenen, ungefähr rechten Winkel bilden. Unmittelbar aboral von ihnen (also an ihrem hinteren Anstieg) nimmt das Gebiet des Tuberculum impar seinen Anfang. Die ungemein breiten Bogen sind hinten durch die kaum mehr dem Mundboden angehörigen ersten Schlundtaschen begrenzt.

Die zweiten Bogen sind nur noch ganz kurze flache Wülste, die durch die noch deutlichen zweiten Taschen hinten markiert sind.

Das Tuberculum impar, dessen Umgestaltung augenblicklich im Vordergrund des Interesses steht, ist mit der brückenartigen Bildung, die oben genauer beschrieben wurde, durch eine jetzt deutliche, wenn auch kurze Leiste verbunden — jene oben so benannte Zungenspitzenleiste.

An diese Leiste schliesst sich auf den Schnitten direkt die auch hier im Innern des Tuberculum sichtbare kopulaartige Bildung an.

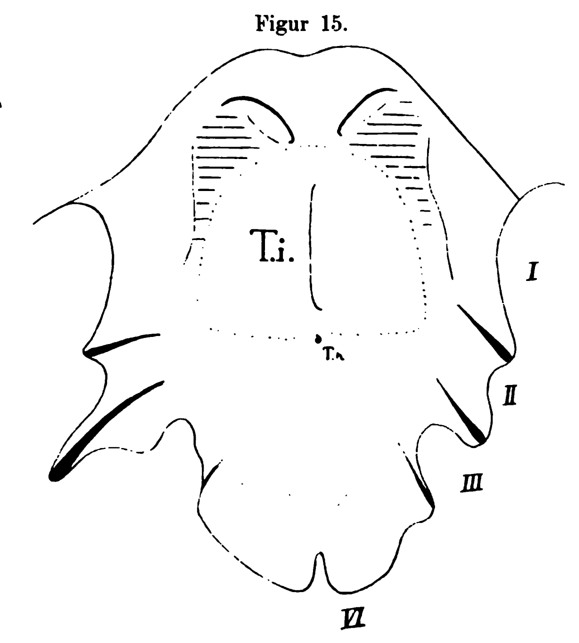
Zu beiden Seiten der Leiste flacht sich der vordere mediale Abhang des Tuberculum ab; medial wird er von den vorderen Zungenrandgräben begrenzt, nach vorn und etwas lateral geht es in die Stelle direkt über, die im vorigen Stadium noch deutlich die seitlichen Zungenwülste der ersten Schlundbogen als selbständige Bildungen erkennen liess. Tuberculum und jene Wülste sind jetzt nicht mehr abgrenzbar, b e i d e z u s a m m e n bilden die laterale Begrenzung des vorderen Zungenrandgrabens.

Die seitliche Abgrenzung des Tuberculum ist im vorderen Teil undeutlich, man kann aber sagen, dass es fast den ganzen Boden der Mundhöhle einnimmt, denn lateral von ihm steigt sehr bald die seitliche Schlundwand an. Der noch vorhandene Rest der ersten Schlundtasche bedingt ferner am Seitenrande des Tuberculum eine kleine Einschnürung, der dann der im Gebiet des zweiten Bogen liegende Abschnitt des Tuberculum nach hinten folgt.

Die Abgrenzung der Tuberculum gegen die zweiten Bogen selbst ist undeutlich, man kann aber wohl sagen, dass auch hier das Tuberculum fast die ganze Fläche des Mundbodens einnimmt, also ungefähr ebenso weit seitlich reicht wie im Gebiet des ersten Bogens.

In der Mittellinie ist deutlich die hintere Grenze des Tuberculum jetzt noch anzugeben, da der Zusammenhang des obliterierten Ductus thyreoglossus mit dem Epithel der Mundhöhle immer noch zu sehen ist. Der Ductus ist allerdings nicht mehr sehr weit in die Tiefe zu verfolgen, das ist aber für uns hier ganz gleichgiltig. Seine Lage hat sich nicht verändert, er hat noch dieselben Beziehungen zum Verlauf der zweiten Schlundspalten wie im vorhergehenden Stadium. Man kann dann auch den ganzen übrigen Teil der hinteren Grenze des Tuberculum

Figur 15.



Schematische Konturzeichnung des Stadium XV. Zur Demonstration der ungefähren Ausdehnung des Tuberculum impar (T. i. mit punktierter Linie umgeben) und der seitlichen Zungenwülste (horizontal schraffiert).

konstruieren — denn eine sichtbare Grenze besteht auch hier nicht — wenn man die Mündung des Ductus thyreoglossus mit den medialen Enden der zweiten Schlundspalten verbindet.

Das von diesen Grenzen umgebene Tuberculum impar (cf. Textfigur 15) ist sowohl in oral-aboraler wie in frontaler Richtung stark gewölbt. Die mediane Zungenrinne ist ausserordentlich deutlich geworden und durchzieht den grössten Teil der medianen Ausdehnung des Tuberculum.

Die zweiten Bogen sind, wie schon erwähnt, am Mundboden selbst sehr kurz. Aussen am Embryo sind sie noch sehr prominent, ebenso wie die ersten, während die folgenden allmählich undeutlicher geworden sind und in bekannter Weise unter dem aboralen Rande der zweiten Bogen verschwinden.

Noch immer sind die zweiten Schlundtaschen durchgängig, wenn auch nur ein kleiner feiner Spalt die Kommunikation von innen nach aussen vermittelt.

Die dritten Bogen sind nur kurz und beteiligen sich wenig an der Bildung des Mundbodens. Sie konvergieren in ihrer Verlaufsrichtung sehr stark oralwärts. Die dritten Schlundtaschen haben nur eine kurze Ausdehnung am hinteren Rande der dritten Bogen. Ihr grösster Teil ist obliteriert; das von ihnen abstammende Epithelkörperchen hängt noch mit der Tasche epithelial zusammen, und in ihm besteht noch ein kleines Lumen, das von der Lichtung der Tasche abstammt. Der obliterierte Epithelstrang ist bis an die Epidermis hin zu verfolgen.

Von der vierten inneren Schlundtasche ist im ganzen ähnliches zu sagen. Auch sie hat nur noch einen kleinen Spaltraum, mit dem sie in das Pharynxlumen mündet. Die obliterierten Epithelien verhalten sich ganz ähnlich wie bei der dritten Tasche. Der vierte Bogen markiert sich kaum nennenswert als flache, undeutlich abgegrenzte Erhabenheit. Der fünfte Bogen ist nicht mehr zu sehen, wenigstens beteiligt er sich nicht

mehr an der Formation der in Betracht kommenden Gegend. Als Rest der fünften Tasche kann man den lateral neben den Arytaenoidwülsten liegenden Spaltraum betrachten, der allerdings entsprechend den Lageveränderungen dieses Teils, selbst aus seiner ursprünglichen Lage entfernt worden ist. Entsprechend dem früher gesagten sind die Arytaenoidwülste weiter oral vorgerückt, fast bis in das Bereich der dritten Visceralbogen.

Die noch nicht erwähnte mesobranchiale Gegend vom Ductus thyreoglossus bis zum Eingang in den Kehlkopf hat sich ebenfalls beträchtlich verändert. Im Einklang mit dem oralwärts gerichteten Vorrücken des Aditus laryngis ist diese Strecke wieder kürzer geworden. Die in der Mitte liegende, aboral zugespitzte Leiste ist deutlicher vortretend, weil die nach unten konvergierenden Rinnen, die sie abgrenzen, tiefer geworden sind, und sie damit schärfer von dem eigentlichen Kiemengebiet scheiden. Zugleich ist das ganze in Rede stehende Gebiet, soweit es dem ventralen Abschnitt des Schlundes (seinem Boden) angehört, in der Ausdehnung von rechts nach links schmaler geworden. Es macht den Eindruck, als wenn durch eine aboralwärts gerichtete Zusammenbiegung der medialen Abschnitte der hier gelegenen Visceralbogen die Rinnen zu beiden Seiten der beschriebenen Leiste tiefer und der ganze Schlundbodenbezirk dadurch schmäler geworden wäre.

Das orale Ende der beiden Rinnen liegt ungefähr da, wo das mediale Ende der dritten Bogen sich zur Gegend des Tuberculum impar hinbegiebt.

Das Stadium XVII, das in der Tafelfigur 11 abgebildet ist, und bei 60facher Vergrösserung rekonstruiert wurde, sei hier nur ganz kurz erwähnt. Es schliesst sich unmittelbar an das vorige Stadium an und unterscheidet sich von ihm nur sehr wenig. Das wichtigste ist, dass die beiden vorderen Zungenrandgräben einen fast gestreckten Winkel bilden. An dem Scheitelpunkt des Winkels liegt die Zungenspitzenleiste, sehr

wohl ausgeprägt, schon mehr in das Niveau des vorderen Abhanges der Zungenanlage emporgehoben, die im ganzen auch etwas stärker in die Mundhöhle hineinragt als bisher. Die seitlichen Zungenwülste, die durch die vorderen Zungenrandgraben begrenzt sind, nähern sich schon mehr der Zungenanlage, sind aber durch eine seichte Furche (cf. Figurenerklärung) noch von den seitlichen Teilen des Tuberculum impar abgeschieden. Die mediane Zungenrinne ist etwas flacher, aber beträchtlich länger geworden als bisher.

Auf die übrigen Teile braucht hier kaum näher eingegangen zu werden.

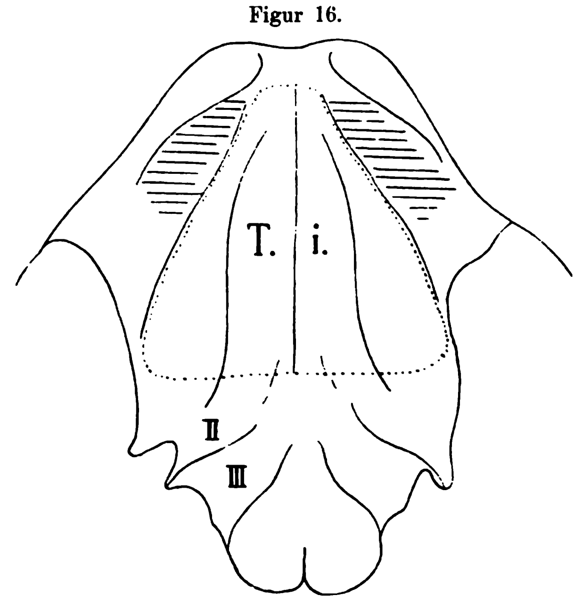
Das folgende nicht unerheblich ältere Stadium XX wurde bei 60facher Vergrösserung rekonstruiert und ist in Fig. 12 der Tafel abgebildet. Die ganze Anlage ist beträchtlich grösser geworden, namentlich im Gebiet der ersten und zweiten Visceralbogen, die den hinteren Abschnitt (vom dritten bis sechsten Bogen — Arytaenoidwülste) um das sechs- bis siebenfache übertreffen.

Der vorderste Rand der ersten Bogen ragt, wenn auch noch abgestumpft, schnabelförmig vor. Die mediane Furche, die bis dahin sehr deutlich war, ist flacher geworden und ist nur als eine geringe Einziehung zu erkennen.

Auf der oralen Seite der ersten Bogen sind noch die Zungenspitzenleiste und die vorderen Zungenrandgräben wohl zu erkennen. Die Leiste ist sehr stark prominent und liegt genau in der Medianebene. An sie schliessen sich seitlich unmittelbar die Gräben an, die nun aber miteinander nicht mehr einen fast gestreckten Winkel, sondern jetzt einen aboralwärts offenen, stumpfen Winkel bilden. Die beiden Schenkel des Winkels haben also gegen das letzte Stadium eine aboralwärts gerichtete Drehung von ca. 50° ausgeführt. Damit sind auch die oralen Teile des Tuberculum impar verlagert worden, denn diese finden ihre Grenze in dem hinteren Abhang des eben beschriebenen

Grabens. Wir müssen nach Vergleichung mit dem Stadium XV annehmen, dass die seitlichen Zungenwülste, die ja äusserlich nicht ganz deutlich von den Seitenteilen des Tuberculum geschieden werden konnten, jetzt lateral und etwas aboral von

Figur 16.



Schematische Konturzeichnung der Rekonstruktion des Mundbodens der Ente vom Stadium XX. Das ungefähre Gebiet des Tuberculum impar (T i.) ist von einer punktierten Linie umgeben. Die Gegend der seitlichen Zungenwülste ist horizontal schraffiert.

dem Tuberculum liegen, während sie vorher etwas lateral, aber oral von ihm lagen. Dadurch, dass die seitlichen Zungenwülste durch diese Verschiebungen mehr an die lateralen Flächen des Tuberculum gedrängt werden, wird am Seitenrande des Tuberculum eine leichte Furche deutlich, die eine Abgrenzung der beiden heterogenen Teile, die hier aneinander kommen, erlaubt. (cf. über die Lage des Tub. imp. und der seitlichen Zungenwülste die Textfigur 16).

Die Gegend der ersten Schlundtaschen ist an dem Mund-

boden noch als eine flache Grube zu erkennen, somit ist also die Grenze des ersten Bogens hier auch zu sehen. An der Tafelfigur 12 ist diese Stelle bezeichnet. (1).

Wenn wir nun mit der Beschreibung des Tuberculum impar fortfahren, dann fällt weiter die enorme Grössenzunahme des ganzen Gebildes in allen Richtungen auf Durch ein nicht zu verkennendes Vorwärtswachsen der medianen Teile erscheint der vordere Abschnitt des Tuberculum zugespitzt und die seichten Furchen, die das Tuberculum, wie oben erwähnt, von den angelagerten seitlichen Zungenwülsten trennen, verlaufen beide oralwärts konvergierend und bilden einen aboral-offenen, spitzen Winkel. Das aborale Ende dieser Furchen begibt sich zu dem erwähnten Rest der ersten inneren Schlundtasche hin.

Das mittlere Gebiet des Tuberculum, also sein eigentlicher Körper, ist fast in ganzer Ausdehnung von der medianen Zungenrinne in zwei Abschnitte geteilt. Diese Rinne beginnt unmittelbar hinter der Zungenspitzenleiste und endet an der hinteren Grenze des Tuberculum, wo sie allerdings merklich flacher wird.

Die vordere Zungenleiste ist von dem Tuberculum nicht mehr durch eine Einsenkung geschieden, sondern geht ohne Grenze in das Tuberculum über.

Die beiden lateral von der medianen Zungenrinne liegenden Wülste des Tuberculum prominieren stark in das Lumen der Mundhöhle und fallen an ihrem lateralen Rande ziemlich steil bis zu jenen Furchen ab, die durch die Anlagerung der seitlichen Zungenwülste erzeugt sind. Am hinteren Abschnitt, also da, wohin die Zungenwülste nicht mehr reichen, setzen sich an den seitlichen Abhang des Tuberculum die flachen von vorn nach hinten geneigten zweiten Bogenreste, die durch eine Mulde vom Tuberculum wohl getrennt sind. Der Winkel, in dem die Seitenflächen des Tuberculum und die oberen Flächen der zweiten Bogen zusammenstossen, mag ungefähr 120° betragen.

Die zweiten Bogen sind aboral durch die zweiten Schlundtaschen begrenzt, die auch hier noch als ganz flache, aber deutliche Spalten vorhanden sind. Durchgängig sind sie nicht mehr, aber in der Tiefe des Halses sind noch epitheliale Reste von ihnen vorhanden, auf die aber hier nicht näher eingegangen werden kann, weil dieser Punkt mit dem Hauptthema doch nur sehr losen Zusammenhang hat. Es ist an dem Modell und an der Zeichnung deutlich, dass die zweiten Bogen, wie übrigens auch die dritten, in diesem Stadium deutlicher in die Mundhöhle prominieren als im vorigen Stadium. Der Grund hierfür liegt in den jetzt entwickelten Knorpelbildungen, die offenbar die Bogen etwas vorwölben. Wir werden nachher im Zusammenhang noch auf diese Gebilde einzugehen haben.

Der aborale Rand des Tuberculum impar, der noch zu beschreiben ist, kann jetzt nicht so scharf abgegrenzt werden wie früher, weil die Einmündungsstelle des Ductus thyreoglossus nicht mehr zu erkennen ist.

Man kann aber ein anderes Hilfsmittel für Bestimmung dieser Grenze benutzen, das uns bei früheren Stadien auch dienlich war, nämlich die Verbindung der medialen Enden der zweiten Taschen; wenn man diese hier mit einem leichten, oval konvexen Bogen verbindet, dann hat man ziemlich genau diese hintere Grenze.

Die dritten Bogen sind noch als ganz kurze Wulste, die sich an die eben besprochene Gegend anschliessen, zu erkennen. Auch in ihnen liegen ziemlich mächtige Knorpelbildungen. Ihre Längsachsen verlaufen ähnlich wie vorher, also stark oralwärts konvergierend. Die dritten Taschen sind nur ganz flache Rinnen am hinteren Rande der dritten Bogen.

Die vierten und fünften Bogen sind nicht mehr zu erkennen. An die dritten Bogen schliesst sich nur ein kleines medial zugespitztes dreiseitiges Feld an, das von jenen Bogen abstammen muss, unmittelbar darauf folgen die Arythaenoid-

wülste, die also zusammen mit der ganzen Kehlkopfgegend wieder sehr stark oralwärts verschoben sind. Der Schlitz, der den Aditus laryngis bildet, ist in oral-aboraler Richtung verlängert.

Die mesobranchiale Gegend, die wieder verhältnismäfsig kürzer geworden ist und vom hinteren Ende des Tuberculum impar bis zum Kehlkopfseingang reicht, hat sich insofern nicht unerheblich verändert, als dort an Stelle der Leiste eine längliche, vierseitige, flache Erhebung gebildet worden ist, die von dem hintersten Ende der medianen Zungenrinne deutlich abgesetzt und auch gegen das Gebiet der dritten Bogen wohl geschieden ist. Dass wir hier einen Abkömmling der früheren Leiste vor uns haben, kann nicht zweifelhaft sein. Die Bildung hat gewisse Ähnlichkeit mit frühen Stadien der Entwickelung der Epiglottis der Säugetiere, die ja auch an ähnlicher Stelle liegt.

Das Stadium XXI, das bei 40facher Vergrösserung rekonstruiert wurde (Tafelfigur 13), zeigt ein wesentlich stärkeres Hineinragen der Zungengegend in die Mundhöhle, was namentlich gut bei Querschnittsserien dieser Gegend zu sehen ist. Ausserdem ist jetzt eine gute seitliche Abgrenzung der Anlage vorhanden, von der gleich noch Näheres gesagt werden muss.

Die vierten Bogenpaare ragen stark oralwärts vor. In der Mittellinie sind sie noch durch eine kleine Einziehung getrennt. Unmittelbar hinter dieser Stelle erhebt sich jene schmale mehrfach erwähnte Zungenspitzenleiste, die jetzt, da eine Zungenspitze schon vorhanden ist, als Frenulum linguae bezeichnet werden kann, nur dass dieses sich nicht, wie bei einer fertigen Zunge, nach ihrer Unterseite hin wendet, sondern an dem oralsten Teile der Zunge endet. Von einer Unterseite der Zunge ist natürlich noch gar keine Rede. Seitlich, neben dem Frenulum liegen die im vorigen Stadium noch deutlichen Brückenschenkel als kleine dem Gebiet der Unterkieferbogen angehörigen Wülste, die von der Zunge durch die oben geschilderten Zungenrandgräben getrennt sind.

Die Längsachsen dieser kleinen Bildungen konvergieren jetzt etwas stärker als vorher; es ist nicht unwichtig, darauf aufmerksam zu machen, dass sie im weiteren Verlauf der Entwickelung ihre Lage noch beträchtlich ändern.

Die vorderen Zungenrandgräben verlaufen jetzt miteinander oralwärts stark konvergierend, so dass der von ihnen gebildete aboralwärts offene Winkel etwas kleiner als 90° ist. Sie verlieren sich nun nicht mehr im Niveau der Unterkieferbogen, sondern haben sich mit der seitlichen Furche jederseits, die die Zungenanlage nun abgrenzt, aboralwärts vereinigt, so dass die neu aufgetretenen seitlichen Zungenrandgräben mit den vorderen zusammen eine kontinuierliche Abgrenzung der Zunge bewirken.

Durch diesen Verlauf der vorderen Zungenrandgräben sind die Gebiete der Unterkieferbogen, die als seitliche Zungenwülste beschrieben wurden, mit dem median liegenden Gebiet des Tuberculum impar vereinigt worden, aber noch nicht so vollständig, dass nicht — wenigstens annähernd genau — die beiden verschiedenen Abteilungen der Zunge noch unterschieden werden könnten.

Bei der Verfolgung der Zungenrandgräben von vorn nach hinten bemerkt man, dass sie eine lateral konvexe Ausbiegung machen, um darauf wieder medialwärts einzubiegen. Diese Konvexität gehört den seitlichen Zungenwülsten an, die sich nicht nur hier am Zungenrande so markieren, sondern auch gegen das gleich zu erwähnende Gebiet des Tuberculum impar durch eine flache Furche abgegrenzt sind. So ist also in diesem Stadium noch der Anteil der seitlichen Zungenwülste an dem Aufbau der Zunge ziemlich genau zu bestimmen.

Um die Unterkieferbogen hier gleich in ihrer Gesamtheit zu erledigen, so ist ihre aborale Grenze noch deutlich, denn die Reste der ersten Schlundtasche sind hier noch in einer kleinen, in der Tafelfigur 13 auch bezeichneten Grube (1) zu finden,

in die der Graben mündet, der den Seitenrand der Zunge, wie wir sahen, bildet. Wenigstens wird dies bei der Betrachtung der Rekonstruktionen so wahrscheinlich gemacht, dass man meiner Meinung nach daran kaum mehr zweifeln kann.

Durch den oben mehrfach erwähnten seitlichen Zungenrandgraben, der seinem Verlauf nach schon geschildert ist und der auch in der Tafelfigur gut zu erkennen ist, wird die Zungenanlage nun vollständig von ihrer Bildungsstätte — dem Mundboden — im Bereich der ersten Bogen abgetrennt, nur durch das Frenulum hängt die Spitze der Anlage noch kontinuierlich mit dem medianen Gebiet der Bogen zusammen.

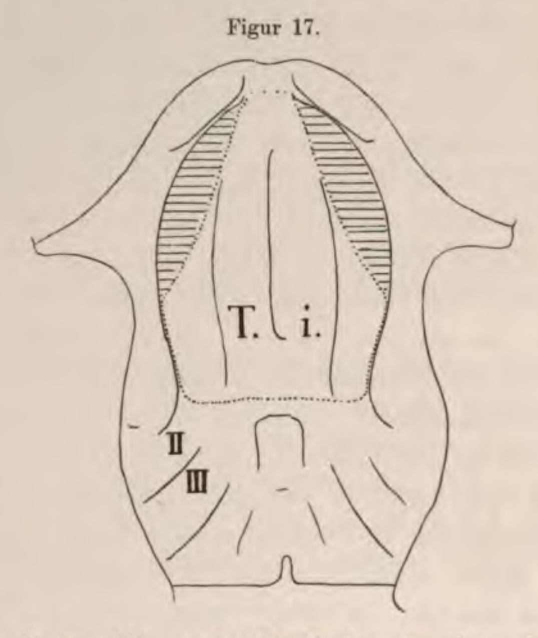
Das Gebiet des Tuberculum impar müssen wir, nach den Vorgängen, die wir bei früheren Stadien beobachtet hatten, nach vorn, in der Mittellinie am Beginne des Frenulum linguae (der Zungenspitzenleiste) begrenzen. Von dort nach hinten steigt es stark an und bildet hier einen flach rundlichen Buckel, der nach hinten weiter in eine Rinne übergeht, die wir als mediane Zungenrinne in früheren Stadien kennen lernten. Die beiden die Rinne seitlich begrenzenden länglichen Wulstungen fallen lateral steil ab. Zu diesen Abhängen sind, wie sich klar bei der Vergleichung der Tafelfigur 12 und 13 ergibt, die seitlichen Teile des Tuberculum verwendet worden. Oralwärts sind sie gegen die der Zunge angegliederten seitlichen Zungenwülste durch die erwähnte flache Furche abgegrenzt, seitlich — also von da etwas aboralwärts — reichen sie bis zum Rande der Zunge. Wir werden aber weiterhin noch sehen, dass dies kein definitives Verhalten ist.

Die mediane Zungenrinne reicht jetzt nicht mehr soweit oralwärts, wie im Stadium XX, bei dem sie bis an die Zungenspitzenleiste zu verfolgen war.

Das hintere Ende des Tuberculum wäre noch genau anzugeben, wenn der Ductus thyreoglossus noch mit Sicherheit am Mundboden zu erkennen wäre, davon kann ich aber jetzt keine

Spur mehr finden. Immerhin kann man aber doch wenigstens einigermafsen genau das Ende des Tuberculum bestimmen nach den Erfahrungen, die wir im vorigen Stadium gemacht haben.

Figur 17.



Schematische Konturzeichnung des Mundbodens der Ente, Stadium XXI. Die seitlichen Zungenwülste (horizontal schraffiert) haben sich an das Tuberculum impar (T. i.) angelegt. cf. weitere Erklärung im Text und Tafelfigur 13.

Zwar sind die medialen Enden der zweiten Schlundtaschen, die uns beim Stadium XX hierzu behilflich waren, nicht mehr vorhanden, aber die Bildung, die im vorigen Stadium aboral sich direkt an das Tuberculum anschloss, ist noch zu finden. Dort sahen wir ein kleines vierseitiges Feld, das bis zum Kehlkopfeingang heran reichte. Dies ist noch zu erkennen, nur sind die Rinnen, die es seitlich begrenzen, tiefer geworden. Am oralen Ende dieser Bildung muss das hintere Ende der Gegend das Tuberculum impar sein. Dort befindet sich zugleich der hintere Abhang des Tuberculum, von dort aus fällt die Erhebung der

Zungenanlage ziemlich schnell bis zum Aditus laryngis ab. (cf. Textfigur 17).

Die zweiten und dritten Bogen sind immer noch in dem besprochenen Gebiet als je zwei dicht nebeneinander verlaufende schmale Wülste zu erkennen; die zweiten Bogen haben orallateral ihre Abgrenzung in der grubenförmigen Vertiefung, die als Rest der ersten Schlundtasche erkannt wurde, von ihr aus ist nur eine sehr flache undeutliche Furche medialwärts zu verfolgen, die als Abgrenzung des Tuberculum impar gegen diese zweiten Bogen dient. Die zweiten Taschen sind nur in ihren Rudimenten, den zwischen den zweiten und dritten Bogen verlaufenden Rinnen, zu erkennen, irgend welche Ausdehnung in die Tiefe des Gewebes des Halses ist nicht mehr zu sehen, sie sind vollständig verschlossen. Auch von den dritten Taschen ist ähnliches zu melden.

Die medialen Enden der dritten Bogen stossen jetzt offenbar dicht an das hintere Ende des Tuberculum impar an, obwohl, wie schon oben gesagt, eine scharfe Grenze nicht mehr zu erkennen ist. Zwischen diesen beiden Bogen liegt in der Mittellinie das mesobranchiale Gebiet, das aus der kleinen vierseitigen Erhebung besteht, die noch ähnliche Formen hat, wie die im vorigen Stadium dort beschriebene Bildung. Nach dem Aditus laryngis zu verbreitert sich die Leiste etwas und ist noch nicht scharf von den beiden den Kehlkopfeingang flankierenden Wülsten (früheren Arytaenoidwülsten) getrennt. Irgend welche Reste von weiteren Schlundbogen oder Taschen sind jetzt nicht mehr zu erkennen.

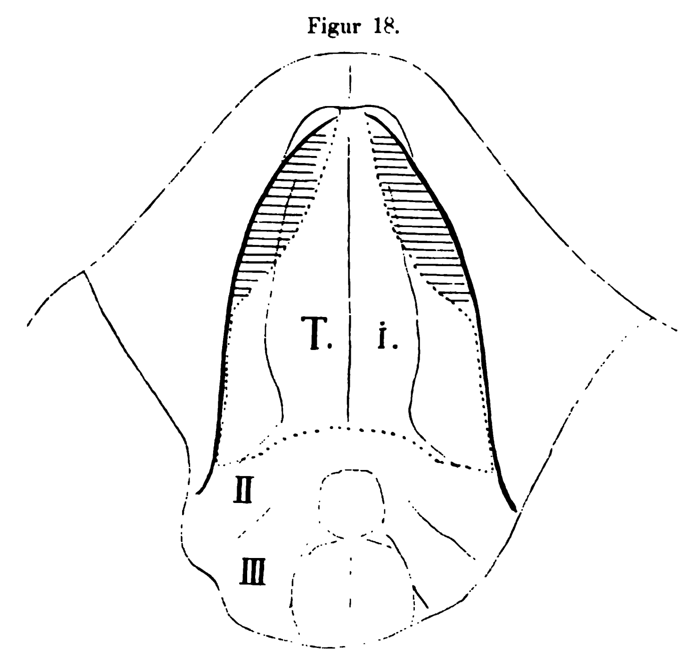
Das Lumen des Oesophagus ist auf den Querschnitten, bald nachdem der Kehlkopf vorüber ist, vollkommen epithelial verklebt, ohne irgend eine Spur einer Öffnung erkennen zu lassen.

Dass der Kehlkopf auch jetzt wieder oral stark vorgerückt ist, wird bei der Vergleichung der Tafelfigur 13 mit den Vorhergehenden deutlich.

Von dem Stadium XXII wurde eine Rekonstruktion bei 30facher Vergrösserung angefertigt, ausserdem wurde der Mundboden eines offenbar ganz ähnlich alten Tieres unter Lupenvergrösserung präpariert und bei ca. 20facher Vergrösserung gezeichnet. Dieses Präparat wurde dann in eine Querschnittsserie zerlegt, um Einzelheiten im mikroskopischen Bilde kontrollieren zu können. Die Beschreibung folgt im allgemeinen der Zeichnung, die in der Tafelfigur 14 wiedergegeben ist; nur wenige Einzelheiten sind nach der Rekonstruktion geschildert, die nicht abgebildet wurde.

Jetzt ist namentlich auf den Querschnitten das starke Vorragen der Zunge in die Mundhöhle hinein sehr deutlich geworden und die ganze Zungenanlage, die allerdings an keiner

Figur 18.



Schematische Konturzeichnung des Mundbodens der Ente, Stadium XXII. Zu vergleichen mit der Tafelfigur 14. Bezeichnungen wie in den vorhergehenden ähnlichen Textfiguren.

Seite die Unterlage überragt, ist deutlich abgesetzt gegen den Mundboden (Textfigur 19). Im Sinne des bei den letzten Stadien immer deutlicher werdenden Vorwachsen und Längerwerden der Zungenanlage und des ganzen Unterkiefers springt der Vorderrand dieser ersten Bogen stärker hervor, zeigt noch vorn in der Medianebene die leichte Einkerbung, die sich in Gestalt einer flachen Rinne bis zum vorderen Ende der Zunge fortsetzt. Der vorderste Teil des Unterkiefers ist stärker nach vorn gewachsen als der Vorderrand der Zunge, und dabei sind die früher mehrfach erwähnten Brückenschenkel, die bisher fast genau mit dem vorderen freien Rande der Unterkieferbogen zusammenfielen, auf die dem Munde zugekehrte Seite des Unterkiefers gelangt; zugleich sind sie in ihrem Verlaufe noch etwas mehr aboralwärts divergent geworden. Sie sind auf der Tafelfigur 14 unmittelbar vor der Zungenspitze deutlich zu erkennen.

In der Medianlinie gehen diese Bildungen in das Frenulum linguae über, das auf der Abbildung weniger gut zu erkennen ist. Es ist kurz und unterscheidet sich nicht wesentlich von dem des vorhergehenden Stadiums.

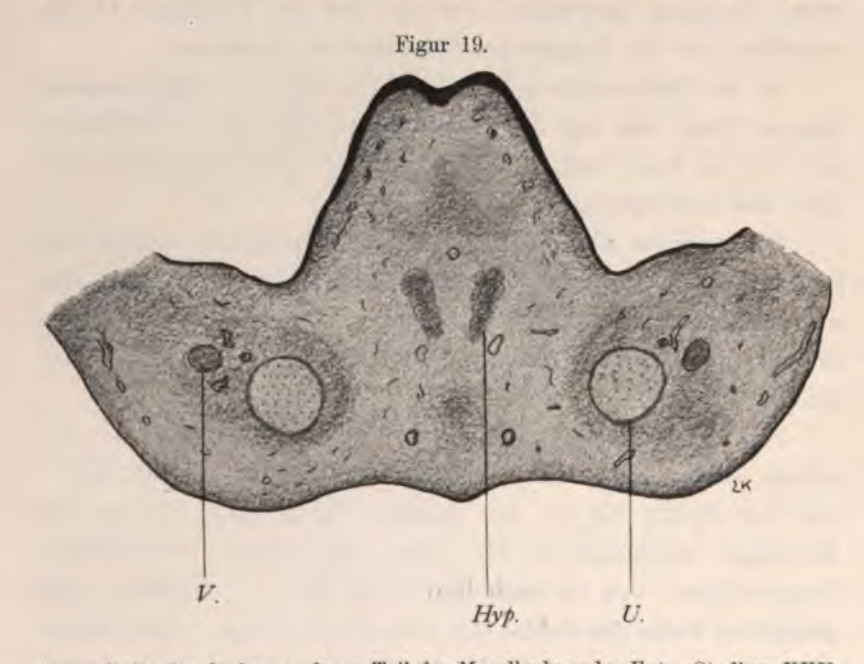
Die seitliche Abgrenzung der Zungenanlage ist ähnlich wie in dem letzten Stadium. Die vorderen Zungenrandgräben gehen am Seitenrand der Anlage entlang bis zu dem Rest der ersten Schlundtasche, deren Lage an der Tafelfigur 14 mit 1 bezeichnet ist.

An diesem Zungenrande lassen sich noch immer die einzelnen Bestandteile, die die Zunge gebildet haben, erkennen: von der Spitze bis zu der leichten Einkerbung, die an der Tafelfigur bezeichnet ist (*), reicht das Gebiet der seitlichen Zungenwülste, von da nach hinten bis zu der markierten eben genannten Stelle das Gebiet des Tuberculum impar; dann folgen die zweiten und dritten Schlundbogenreste, die noch gut abgegrenzt sind, in deren Gebiet aber die seitliche Abgrenzung der Zunge nicht scharf ist.

Das Relief der Oberfläche der Zunge ist charakteristischer geworden. In weiter Ausdehnung ist die mediane Zungenrinne zu erkennen, die an einem kurzen planen Felde hinten endet. Die jederseits neben ihr liegenden Wülste werden nach hinten etwas breiter, was später noch deutlicher wird

Hinter dem planen Felde kommt wieder der schon früher beschriebene, jetzt wohl abgegrenzte Bezirk, der unmittelbar vor dem Kehlkopf gelegen ist und auf der Tafelfigur auch sehr gut zu erkennen ist. Der Aditus laryngis ist spaltförmig, eng; nur ein ganz kleines Lumen ist in die Trachea hinein zu verfolgen, der übrige Teil ist, ähnlich wie bei höheren Tieren, epithelial verklebt. Die den Aditus lateral begrenzenden Wülste, die Arytaenoidwülste, sind lateral jetzt zum erstenmale deutlich

Figur 19.



Querschnitt durch den vorderen Teil des Mundbodens der Ente, Stadium XXII, 0,9 mm von der vorderen Spitze des Unterkiefers entfernt. Hyp. = Hypoglossusmuskulatur (M. genioglossus). U = Meckelscher Knorpel. V = N. trigeminus. Ca. 36fache Vergrösserung.

durch eine seichte Furche abgegrenzt, die später weit tiefer wird. Auch das zeigt die Tafelfigur.

Zu beiden Seiten des Kehlkopfes liegen zwei Paare von medianwärts und oralwärts konvergierenden flachen Wülsten, die ohne Bedenken nach dem, was die früheren Stadien zeigen, als Reste der zweiten und dritten Schlundbogen gedeutet werden müssen. Die sie trennende kleine Furche ist als Rest der zweiten Schlundtasche aufzufassen. Die am aboralen Rande der dritten Bogenpaare liegende Furche ist weniger deutlich und vereinigt sich teilweise mit den lateral von den Arytaenoidwülsten liegenden Vertiefungen. Wie weit die Zungenanlage jetzt sich von der Unterlage erhebt, zeigt deutlich die Textfigur 19, die einen Querschnitt durch den Mundboden wiedergibt, der 0,9 mm von der Spitze des Unterkiefers entfernt ist.

Die hintere Grenze des Tuberculum impar ist mit den vorher gegebenen Hilfsmitteln ungefähr noch zu finden und würde in der Mitte des planen Feldes zu suchen sein, das sich aboral an die mediane Zungenrinne anschliesst (cf. Textfigur 18).

In dem Stadium XXIII, das sich sehr gut an das vorhergehende anschliesst, sind die Verhältnisse im ganzen noch sehr ähnlich. Auch dieses wurde durch Präparation gewonnen; die vergrösserte Zeichnung ist in der Figur 15 der Tafel wiedergegeben. Da eine Vergleichung der Figur mit der zuletzt beschriebenen das wesentliche ohne weiteres erkennen lässt, kann sich die Beschreibung auf das Notwendigste beschränken.

Die wichtigste Veränderung betrifft die vor der Zungenanlage gelegenen Abschnitte des Unterkiefers. Dort fällt zunächst auf, dass sich die beiden kleinen Wülste neben der Zungenspitze nun durch eine bogenförmig verlaufende Furche deutlich von der Zunge selbst trennen lassen. Bei der Betrachtung des Präparates von vorn würde man sehen, dass das Frenulum linguae

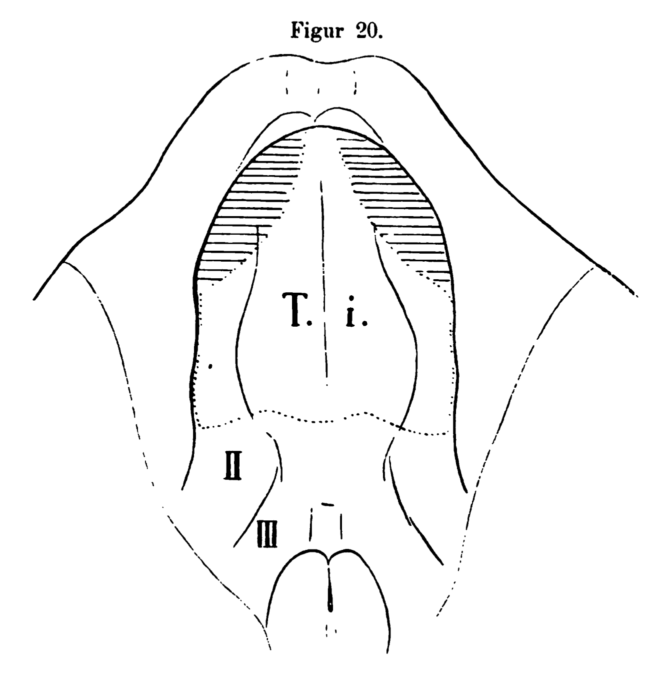
noch von der Zungenspitze zu dem medianen Gebiete zieht, das die beiden kleinen Wülste trennt. Vor diesen Wülsten liegt auf der abgestumpften Spitze des Unterkiefers je ein neben der Mittellinie befindliches kleines Höckerchen, das im vorigen Stadium höchstens andeutungsweise vorhanden war. Lateral davon springen zwei stumpfe Ecken des Unterkiefers vor, von deren lateralem Rande aus auf den Unterkiefer direkt nach hinten je eine seichte Furche verläuft, die auch im vorigen Stadium schon recht gut zu sehen war. Ein Vorwachsen der Spitze des Unterkiefers ist unverkennbar.

Die Zungenanlage selbst hat eine etwas andere Form als im vorigen Stadium, indem sie jetzt vorn ungefähr ebenso breit ist, wie hinten, während sie dort deutlich nach vorn verjüngt war. Der Seitenrand der Zunge ist tief und deutlich abgegrenzt und lässt an seinem geschwungenen Verlauf immer noch die Zusammensetzung der Anlage erkennen. Bis zu der ersten Einbuchtung — von der Spitze aus gerechnet — würde das Gebiet der seitlichen Zungenwülste zu rechnen sein, von da aus bis zu der zweiten Einbiegung reicht der seitliche Abschnitt des Tuberculum impar. In dieser Einbuchtung selbst ist der Rest der ersten Schlundtasche zu suchen (cf. Textfigur 20).

Die Reliefierung der Oberfläche der Zunge ist ausgeprägter als vorher, wenn auch die einzelnen Teile immer noch in derselben Form zu erkennen sind. Die neben der medianen Rinne liegenden Wülste zeigen nun deutlich die aborale Verbreiterung. Auch das dahinter median liegende vierseitige Feld ist schärfer abgegrenzt. Es sieht so aus wie eine Kopulabildung für den zweiten und dritten Schlundbogen. Nur ist die orale Begrenzung dieser »Copula« nicht mehr deutlich anzugeben, weil der Ductus thyreoglossus ja nicht mehr aufzufinden ist.

Die zweiten und dritten Bogen, der Aditus laryngis etc. haben so wenig Veränderungen erlitten, dass über diese Gebilde nichts mehr zu sagen ist.

Figur 20.



Schematische Konturzeichnung des Mundbodens von der Ente. Stadium XXII. mit den eingezeichneten Gebieten der seitlichen Zungenwülste (horizontal schraffiert), des Tuberculum impar (T. i.) und der noch erkennbaren Schlundbogen II. III. (cf. Tafelfigur 15.)

In den folgenden Stadien bereiten sich, wie von vornherein zu bemerken ist, sehr wesentliche Fortschritte in der Entwickelung vor, die die hintere Abgrenzung der Zunge deutlich werden lassen.

Eine Rekonstruktion, die aus dieser Zeit angefertigt wurde, zeigt die gleich zu erwähnenden Einzelheiten nicht ganz so klar, wie die Präparate, die bei stärkerer Vergrösserung direkt gezeichnet wurden, weswegen diese im wesentlichen den Beschreibungen zu Grunde gelegt werden sollen.

Bei der Betrachtung der Tafelfiguren 16 und 17, die Abbildungen vom Stadium XXIV und XXV geben, fällt zunächst auf, dass der Unterkiefer stark nach vorn wächst. Noch immer zeigt er in der Mitte eine leichte Einkerbung. Es macht zweifellos

den Eindruck, als wenn er verhältnismäfsig stärker vorgewachsen ist, als die Zunge selbst und daraus erklärt sich dann auch die Form und Lage der auf seiner Spitze befindlichen, der Mundhöhle zugewendeten Bildungen. Die im vorigen Stadium neben der Zungenspitze befindlichen fast quergestellten Wülste sind jetzt parallel der Längsachse des Kiefers gestellt und auf der Abbildung 17 sehr deutlich. In einer Rekonstruktion, die nicht abgebildet werden konnte, ist ein Übergang zwischen diesen beiden Stellungen zu sehen, da die Wülste noch nicht die Lage, die dieses Stadium XXV bietet, erreicht haben. Der genau in der Mittelline gelegene kleine Wulst, der also unpaar ist, ist eine Fortsetzung des in früheren Stadien beschriebenen Frenulum linguae, das noch immer an der Zungenspitze vorn befestigt ist.

Die Zungenanlage ist im ganzen vorn erheblich verschmälert, was beim Vergleich mit der Tafelfigur 15 (Stadium XXII) sehr deutlich in die Augen springt.

Der Seitenrand der Zunge, der im vorderen Teil fast geradlinig verläuft, zeigt im hinteren Abschnitt eine lateralwärts konvexe Ausbuchtung, die der aboralen — von der Spitze an gerechneten zweiten — Ausbuchtung der vorigen Stadiums entspricht. Diese Ausbuchtung gehört, wir hier gleich bemerkt sein mag, dem lateralen Abhang des Tuberculum impar an, von dessen vorderen Teil die angelagerten seitlichen Zungenwülste nicht mehr, wie bisher, abgrenzbar sind.

Die Hervorragungen und Vertiefungen auf der Oberfläche der Zunge lassen sich recht gut auf die früher beschriebenen zurückführen. Die Zungenspitze ist in dem allervordersten Bezirk etwas abgeflacht; im Gegensatz zu früher springen die davon seitlich gelegenen Partien etwas stärker hervor.

Von der Zungenspitze verläuft die mediane Zungenrinne nach hinten, die an dem Felde endet, das in früheren Stadien deutlich vierseitig erschien. Zu beiden Seiten der medianen Rinne liegen die Wulstungen auf dem Zungenrücken, die noch

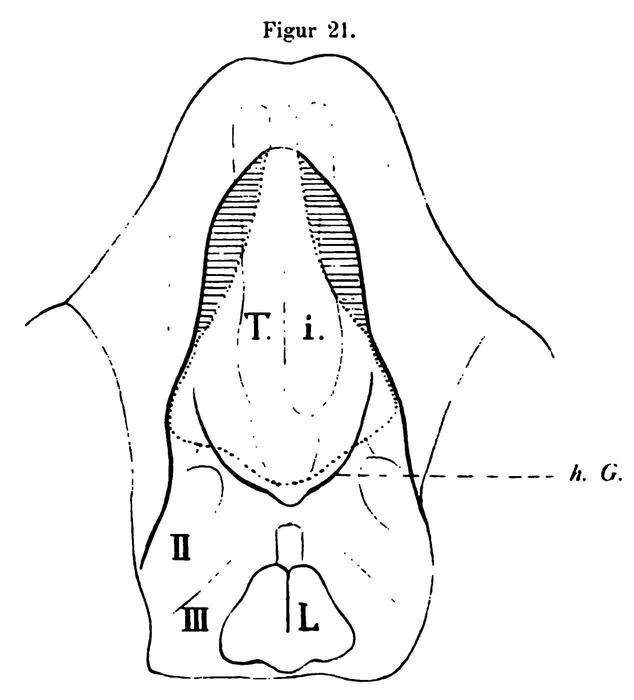
durchaus ähnliche Formen haben, wie bisher, nur etwas schmäler geworden sind. Das Feld, an dessen vorderen Rande die Zungenrinne endet, zeigt jetzt eine sehr deutliche dem Kehlkopf zugewendete stumpfe Spitze, von der aus jederseits eine aboral konvexe Furche nach vorn zum Seitenrande der Zunge hinzieht; diese Furche ist auf der rechten Seite der Tafelfigur 17 mit einem Sternchen markiert worden. Den Zungenrand erreicht diese Furche nicht, wie die Abbildung deutlich erkennen lässt; nach vorn verliert sie sich ungefähr da, wo die seitliche Ausbuchtung des Zungenrandes beginnt. Die eigenartige bogenförmige Falte scheint ganz unvermittelt aufzutreten, jedoch kann man wohl bei genauerem Betrachten der Tafelfigur 15 schon eine Andeutung des ersten Auftretens dieser Falte beobachten. Am hinteren Ende des median gelegenen planen vierseitigen Feldes finden sich dicht neben der Mittellinie zwei kleine Vertiefungen, die leicht mit der eben beschriebenen Falte in Beziehung gebracht werden können. Dann entspricht, das zwischen den Vertiefungen gelegene Feld dem abgestumpften Vorsprung, der in dem Stadium XXV (Tafelfigur 17) ungefähr an derselben Stelle zu finden ist.

Eine weitere wichtige Frage ist nun noch zu erledigen: durch welche der bisher der Abstammung nach bekannten Gebiete geht die bogenförmige Falte?

Zunächst wäre aber die Vorfrage zu beantworten, an welcher Stelle der mediane stumpfe Zipfel liegt, vor allem wie er sich zum Gebiet des Tuberculum impar verhält. Leicht wäre die Frage zu entscheiden, wenn wir noch die Mündung des Ductus thyreoglossus an der Mundbodenfläche fänden; davon ist aber trotz vielfacher Bemühungen nichts mehr zu finden. Nur durch sorgfältigstes Vergleichen der möglichst lückenlos aufeinander folgenden Stadien wird man wenigstens ungefähr die Stelle bestimmen können, die jenen Punkt und damit das aborale Ende des Tuberculum impar angibt. Danach möchte ich glauben,

dass der aboralwärts gerichtete mediane Zipfel ungefähr mit dem hinteren Ende des Tuberculum impar zusammenfällt. Höchstens könnte die hintere Grenze des Tuberculum impar ein klein wenig weiter oralwärts liegen, aber irgendwie erheblich von ihm entfernt kann sie meiner Überzeugung nach nicht sein. Die von dort im Bogen nach vorn gehende Furche, die ich als hintere Grenzfurche des Zungenkörpers bezeichnen

Figur 21.



Schematische Konturzeichnung des Mundbodens der Ente. Stadium XXV. Auftreten der hinteren Grenzfurche (h. G.). Näheres im Text (cf. Tafelfigur 17). L Larynx.

möchte, und die weiterhin kurzweg unter der Bezeichnung »hintere Grenzfurche« erwähnt werden soll, schneidet von dem Gebiet des zweiten Schlundbogens ein kleines Stückchen ab, das mit in den Zungenkörper hineingezogen wird, und trennt dann weiter nach vorn verlaufend ein kleines Stück des lateralen Ab-

schnittes des Tuberculum impar ab, das nun lateral von der hinteren Grenzfurche liegt. Dieses Gebiet des Tuberculum enthält die vorher schon beschriebene Stelle, die jene am Zungenrand liegende buckelförmige Ausbiegung zeigt. Vom dritten Bogen wird kein, oder doch nur ein äusserst kleines Stück — falls die Grenze des Tuberculum weiter nach vorn fallen sollte — durch die Grenzfurche abgeschnitten (cf. Textfigur 21).

In dem aboral von der hinteren Grenzfurche gelegenen Gebiete hat sich im Bereiche des zweitens Schlundbogens eine unmittelbar hinter der Grenzfurche liegende rundliche Erhabenheit bemerkbar gemacht, die von Wichtigkeit ist, und die weiter bei der Ausgestaltung der Form der Zunge eine Rolle spielt. An der Tafelfigur 17 sind diese hinteren lateralen Höcker wohl zu erkennen. Der dritte Schlundbogen ist noch durch eine ganz leichte Furche vom zweiten abgegrenzt, die in der Figur markiert ist (II). Die medialen Enden des dritten Schlundbogen fassen die kleine, früher mehrfach erwähnte vierseitige, erhabene Stelle zwischen sich, die unmittelbar vor dem Kehlkopf gelegen, aber deutlich kleiner geworden ist; der Kehlkopfeingang und seine Umgebung zeigt nichts besonderes; nur sind unmittelbar neben dem spaltförmigen Eingang, der immer noch grösstenteils verklebt ist, ihm parallel verlaufende niedere Leisten entstanden.

In dem folgenden Stadium XXVII, das auf dieselbe Weise wie die vorhergehenden gewonnen wurde und das in der Tafelfigur 18 abgebildet ist, fällt zunächst auf, dass der vordere Teil nicht weiter, im Gegenteil vielleicht etwas weniger weit entwickelt ist als in Stadium XXV, der hintere Teil jedoch entschieden fortgeschrittenere Entwickelung zeigt. Deswegen soll nur dieser hier näher beschrieben werden.

Die hintere Grenzfurche der Zunge ist auf beiden Seiten gut ausgebildet und verhält sich sehr ähnlich wie im vorher-

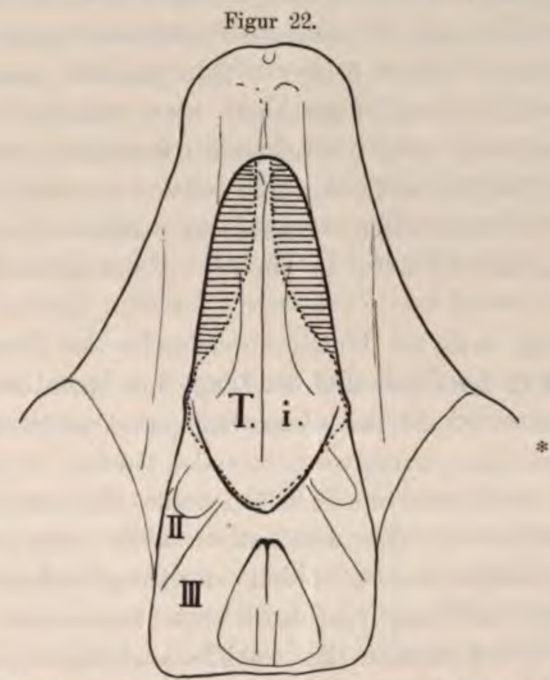
gehenden Stadium; der hintere mediane Höcker ist an der Stelle, wo die beiden Hälften der Furche in der Mittellinie zusammenstossen, noch deutlich zu sehen; die kleinen rundlichen Hervorragungen, die lateral und hinter der Furche im Gebiete des zweiten Schlundbogen liegen, sind deutlicher geworden, dagegen ist die Abgrenzung des zweiten gegen den dritten Schlundbogen fast verschwunden. Ebenso ist am seitlichen Zungenrand jene im vorigen Stadium noch wohl ausgebildete Vorwölbung bis auf einen kleinen Rest vergangen und so verläuft der seitliche Zungenrand namentlich auf der linken Seite fast geradlinig. Die Reliefbildungen auf der Zungenoberfläche sind noch ebenso wie bisher; sonst sind keine irgendwie erheblichen Veränderungen aufgetreten. Anders ist es in dem nächsten Stadium.

In dem Stadium XXX, das in der Tafelfigur 19 abgebildet ist, nähern wir uns nun schon sehr dem fertigen Zustand der Zunge. Die Umrandung der Zunge grenzt eine Form ab, die schon grosse Ähnlichkeit mit dem ausgebildeten Organ hat. Der Unterkiefer ist stark schnabelförmig nach vorn vorgewachsen, zeigt in der Mittellinie aber immer noch deutlich die kleine Einkerbung, ist auch verhältnismäfsig schmäler geworden, was bei der Vergleichung mit den früheren Figuren sofort in die Augen fällt. Unmittelbar hinter der Einkerbung liegt eine kleine rundliche Grube, hinter der dann die von früher her bekannten Bildungen zu finden sind. Diese bestehen aus einer medianen Leiste, die gegen früher bedeutend dünner geworden ist, und aus den daneben liegenden parallel verlaufenden Wülsten, die ihre Gestalt gegen vorher nicht wesentlich verändert haben. Die seitlich von ihnen befindlichen Vertiefungen sind stärker geworden und setzen sich nach hinten direkt in den Graben fort, der den Seitenrand der Zunge abgrenzt. Dadurch, dass die medialen Partien des Unterkiefers sich von den seitlichen durch starke Niveauverschiedenheiten — letztere liegen tiefer — unter

scheiden, wird die Zunge seitlich von einer Art Wall des Kiefers eingefasst.

Die Grube, die an der Grenze zwischen erstem Schlundbogen und Zunge in früheren Stadien den Rest der ersten Schlundtasche begrenzte, ist nicht mehr deutlich, kann aber an der schematischen Textfigur 22 durch Konstruktion an die mit * bezeichnete Höhe des Zungenrandes verlegt werden.

Figur 22.



Schematische Umrisszeichnung der Zungengegend der Ente, Stadium XXVII (cf. die Tafelfigur 19). Bezeichnung wie früher. Die hintere Grenzfurche der Zunge fällt hier noch nicht mit der aboralen Grenze des Tuberculum impar (T. i.) zusammen.

Die eigentliche Zunge ist vorn und seitlich durch eine scharfe Rinne abgegrenzt, die z. T. von der Zungensubstanz überragt wird. Hinten bildet die von den letzten beiden Stadien her wohlbekannte Furche, die aboralwärts konvex ist, die Grenze

des Zungenkörpers. Der hinter dieser Furche gelegene Abschnitt, der bis zum Kehlkopf reicht, kann als Zungengrund bezeichnet werden. Die Furche, die den Zungengrund von dem Zungenkörper abgrenzt, ist in der Mittellinie weniger deutlich geworden, was auch im weiteren Verlaufe der Entwickelung so bleibt. Der Zungenkörper zeigt in der Medianlinie die bekannte Zungenrinne, neben der die beiden Wülste liegen, die jetzt im zweiten Drittel des Zungenkörpers ziemlich dicht neben der Mittellinie verlaufen, um dann nach hinten ziemlich plötzlich zu divergieren. Diese beiden Wülste wandeln sich, wie wir sehen werden, zu den »Hornleisten« der erwachsenen Zunge um. Nach hinten von ihren divergierenden Schenkeln liegt der Abhang des Zungenkörpers, an dem jetzt die vorher noch angedeuteten Reliefbildungen vollkommen verschwunden sind, um auch in späteren Stadien in ähnlicher Form nicht wieder aufzutreten.

Verfolgt man die hintere Grenzfurche des Zungenkörpers nach vorn an den Seitenrand der Zunge hin, dann bemerkt man an der Stelle, wo sie fast diesen Seitenrand berührt, jederseits einen kleinen ganz wenig vorspringenden Höcker, der im vorigen Stadium dort genau an derselben Stelle nicht zu finden war. Tatsächlich wird er aber dem früher etwas mehr nach hinten gelegenen Höcker am Seitenrande der Zunge entsprechen, nur ist er durch das Längenwachstum etwas nach vorn verschoben worden. So unscheinbar dies Gebilde jetzt ist, so ist es doch der Anfang von Formationen, die bei der ausgebildeten Zunge von Bedeutung sind. Im vorderen Teil des Zungenkörpers — nach der Zungenspitze hin — bemerkt man leichte Vertiefungen, die keine grosse Bedeutung haben, da sie z. T. als Abdrücke des dicht aufliegenden Gaumens aufzufassen sind. Die Zungenspitze selbst zeigt aber ganz vorn eine kleine abgeflachte Stelle — cf. die Tafelfigur 19 — neben der dann die seitlichen Teile der Zungenspitze etwas hervorragen.

Im Zungengrunde liegt auf jeder Seite, unmittelbar hinter der Grenzfurche des Zungenkörpers, nahe am Zungenrande der schon vom vorigen Stadium her bekannte rundliche Vorsprung, der nach vorn und nach hinten durch eine oralwärts konvergierende Furche abgegrenzt wird. In der Mittellinie, ziemlich dicht hinter dem Ende des Körpers der Zunge liegt der Anfang des Kehlkopfes, der seinen schlitzförmigen Spalt am vorderen Ende zeigt. Zwischen ihm und dem Zungenrand liegt noch eine ganz flache schmale Leiste, die aber bald vollständig verschwindet. Der Kehlkopf, soweit er in den Mundrachenraum hineinragt und gut von der Umgebung abgegrenzt ist, hat eine birnförmige Gestalt; sein dickes Ende ist nach hinten gewendet. Über dem spaltförmigen Eingang liegen zwei flache Wülste; an das Lumen des Einganges schliesst sich nach hinten eine median liegende Leiste. Der hintere Rand des Kehlkopfeinganges springt jederseits lateral von dieser Leiste wulstförmig hervor.

In dem lateral und oral von dem Kehlkopf gelegenen Gebiet des Zungengrundes liegen sonst weiter keine auffallenden Gebilde.

Sehr bemerkenswert ist das Verhalten der Spitze der Zunge zum Unterkiefer. Während im Stadium XXVII die Zungenspitze 0,4 mm von der Kieferspitze entfernt war, beträgt jetzt die Entfernung fast genau 1 mm. Offenbar ist also der Kiefer schneller nach vorn gewachsen, die Zunge folgt langsam nach. Ein Punkt, der uns noch in dem Kapitel von dem Wachstum der Zunge genauer beschäftigen wird.

In der Textfigur 22 sind wieder die einzelnen Gebiete der Zungenbildner eingetragen. Das Bild ist nach dem, was beim vorigen Stadium gesagt wurde, so klar, dass es keiner weiteren Erklärung bedarf.

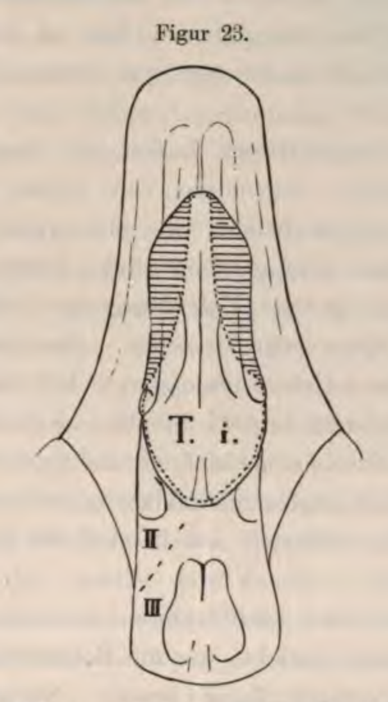
Im folgenden Stadium XXXI, dass bei 10 facher Vergrösserung nach dem Präparat gezeichnet wurde, das auf

die bekannte Weise gewonnen wurde, bemerkt man wieder ein beträchtliches Vorwachsen des Unterkiefers mit einem vor der Zungenspitze gelegenen Gebiet. Die Entfernung der Zungenspitze von der Kieferspitze beträgt circa 1,8 mm. Dort sind die vom vorigen Stadium her bekannten Bildungen noch wohl sichtbar, nur, dass in den neben der medianen Leiste des Kiefers liegenden Wulstungen je eine von hinten nach vorn verlaufende Rinne aufgetreten ist, die ungefähr in der Mitte der Wülste aufhört. Sonst zeigt der Kiefer, der im ganzen verhältnismäfsig schmal geworden ist, keine Besonderheiten, die nicht auch im vorigen Stadium schon sichtbar gewesen wären (Tafelfigur 20).

Die Zunge ist der Form nach etwas verändert. Sie läuft nicht mehr gleichmäfsig zugespitzt nach vorn aus, sondern ist im hinteren, mittleren und vorderen Teile ungefähr gleich breit und verjüngt sich nur vorn zu der abgerundeten Spitze. Der Zungenkörper ragt in allen Teilen ziemlich beträchtlich über die Unterlage, die am Mundboden festgewachsen ist, herüber. Die mediane Rinne ist fast in der ganzen Ausdehnung des Zungenkörpers zu sehen. Nur ganz vorn und ganz hinten fehlt sie. Vorn befindet sich an ihrer Stelle die etwas abgeflachte Spitze und hinten, unmittelbar am Rande des Zungenkörpers befindet sich eine buckelförmige Hervorragung, die kolbenförmig aboralwärts endet. Auf dem Zungenkörper sind die Reliefbildungen etwas verändert. Die unmittelbar neben der Rinne gelegenen Wülste, die zu den Hornleisten der fertigen Zunge werden, laufen mit ihren aboralwärts divergierenden Rändern jetzt zum Seitenrand der Zunge hin und die Ränder vereinigen sich mit der bekannten hinteren Grenzfurche des Zungenkörpers — ein Zustand, der auch bei der erwachsenen Zunge deutlich vorhanden ist. Diese Vereinigung erfolgt unmittelbar hinter dem am Rande der Zunge befindlichen Knöpfchen, das auf der Tafelfigur sehr deutlich ist und von dem noch weiterhin gesprochen wird.

Von der Vereinigungsstelle, von der soeben die Rede war, geht nun nach vorn genau parallel dem Rande der Zunge eine zunächst noch mäſsig ausgeprägte Falte bis gegen die Spitze der Zunge hin, wo sie sich allmählich verliert. Diese Falte trennt

Figur 23.



Schematische Umrisszeichnung der Tafelfigur 20. Mundhöhlenboden der Ente, Stadium XXXI. Der vollständig abgegrenzte Zungenkörper wird von den seitlichen Zungenwülsten (horizontal schraffiert) und von dem Tuberculum impar eingenommen (T. i. mit punktierter Linie umgeben). Im Zungengrunde — dem Raum zwischen der hinteren Grenzfurche und dem Kehlkopf — ist das Gebiet der dort beteiligten Schlundbogen eingetragen, wenn auch keine Abgrenzung der einzelnen Bogen mehr vorhanden ist.

von der Zunge einen seitlichen schmalen Streifen ab, der im Niveau tiefer liegt als der medial von der Längsfalte befindliche Teil des Zungenkörpers, auf dessen höchster Erhebung jene mehrfach erwähnte Anlage der Hornleisten liegt.

Am Anfangsteil der Falte, also da, wo sie mit der hinteren Grenzfurche zusammenstösst, liegt jederseits der kleine Knopf, von dem schon die Rede war. Dieses Gebilde ist das erste von den nun in grösserer Zahl auftretenden ähnlichen Gebilden, die in späteren Stadien oralwärts hier am Seitenrand der Zunge liegen. Sie sind die Anlagen von den an der ausgebildeten Zunge vorhandenen Seitenborsten, von denen noch einiges zu sagen sein wird.

Hinter dem Zungenkörper, lateral von den Schenkeln der hinteren Grenzfurche, liegen die von früher her bekannten buckelförmigen Erhabenheiten, die nun ganz an den Rand des Zungengrundes herangetreten sind. Sonst sind an dem Zungengrunde und in der Umgebung des Kehlkopfeinganges keine Reliefbildungen mehr zu sehen. Eine Abgrenzung von Schlundbogenresten existiert also jetzt nicht mehr.

In der Textfigur 23 sind wieder die einzelnen Komponenten der Zunge schematisch eingezeichnet auf Grund der bisherigen Erfahrungen. Eine eingehende Erklärung ist hier im Text wohl kaum nötig; das wichtigste ist in der Erklärung unter der Abbildung gesagt.

Immer noch ist der spaltförmige Aditus laryngis fast vollständig mit Epithel verklebt, wie die Betrachtung der in eine Querschnittsserie zerlegten Zunge beweist. Nur geringe, unregelmässig verteilte Lumina, die in der Epithelzone auftreten, deuten auf die beginnende Lösung der Verklebung hin. Im Kehlkopfinneren ist dagegen ein ziemlich grosses Lumen vorhanden.

Die Untersuchung der Serie ergibt ferner, dass oralwärts von den soeben erwähnten buckelförmigen Hervorragungen des seitlichen Zungengrundes sich eine kleine Leiste am Rande der Zunge nach vorn verfolgen lässt, die sich aber bald vollständig in dem Seitenabhang der Zunge verliert. Es ist also anzunehmen, und eine Vergleichung der Tafelfigur 19 mit der Figur 20 (Stadium XXXI) ergibt das klar und deutlich —, dass

die im vorigen Stadium noch sichtbare Falte, die oral von den Buckeln lag, von dem Seitenrande des hinteren Abschnittes des Zungenkörpers überwachsen wird, sodass sie bei der Betrachtung von der Mundhöhle her, ohne den Seitenrand in die Höhe zu heben, nicht mehr sichtbar ist.

Das Epithel, das an der in die Mundhöhle hineinsehenden Fläche der Zunge verdickt ist, zeigt diese Verdickung in besonderem Mafse in dem Gebiet der medianen Zungenrinne, die also viel tiefer wäre, wenn dort das Epithel entfernt wäre (cf. Textfigur 19).

Das folgende Stadium (XXXIII) zeigt die weiter fortgeschrittene Verschmälerung der Schnabelteile des Unterkiefers, der die Zunge nicht in gleichem Mafse gefolgt ist, sodass der Seitenrand der Zunge näher an den Seitenrand des Schnabels herangewachsen ist. Die Zungenspitze ist jetzt 2,15 mm von dem vorderen Kieferende entfernt. Der Abstand hat sich also nicht unwesentlich vergrössert. Die sonstigen Veränderungen sind gering. Die am vordersten Ende des Schnabels in mehreren Stadien geschilderte rundliche Grube hat sich zu einer kleinen Rinne verwandelt, die parallel dem äusseren Rande verläuft. Auf dem Zungenkörper ist an der Anlage der Hornleisten in ihrem vorderen Teile eine Knickung der Grenzkonturen erfolgt, wodurch die medial von diesem Knick liegenden Wülste der Mittellinie stärker genähert sind (Tafelfigur 21).

Die Zungenspitze zeigt deutlicher die mediane Abflachung, wodurch sie sich immer mehr von den seitlichen, gewulsteten Partien der Zunge abgrenzt. Am Rande der Zunge ist oral von dem schon im vorigen Stadium sichtbaren Knopf ein zweiter, kleinerer in der Bildung begriffen. Hinten am Rande des Zungenkörpers ist genau in der Mittellinie der kolbig aboral verdickte Vorsprung schärfer abgegrenzt und somit prominenter geworden. Auch in den hinteren Abschnitten der Zunge ist eine absolute Verschmälerung im queren Durchmesser

zu konstatieren. Sonstige kleinere Abweichungen in der Formbildung sowohl an der Zunge wie an den vorliegenden Abschnitten des Unterkiefers und des Kehlkopfes ergeben sich sehr leicht, wenn man beide Zeichnungen von Stadium XXXI und XXXIII vergleicht.

Die Spitze der Zunge ist in den letzten Stadien immer mehr frei vorgewachsen, so dass sie jetzt ungefähr 1,25 mm (in der Mittellinie) über den am Mundboden angewachsenen Teil hinausragt.

Das Stadium XXXV lässt nun alle Teile, die auch an der ausgebildeten Zunge zu erkennen sind, wenn natürlich auch nicht in derselben Form, wiederfinden. Die Tafelfigur 22 gibt das Bild der mit dem Unterkiefer auspräparierten Zunge (am konservierten Präparat wie auch die vorigen) bei 10 facher Vergrösserung wieder.

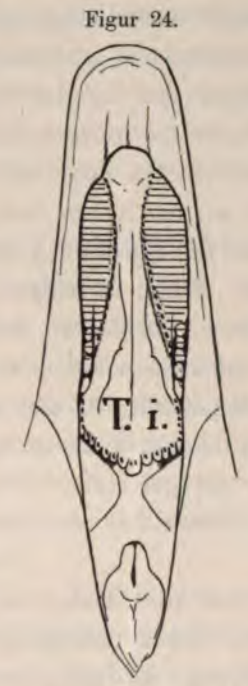
Vor allem ist jetzt zu betonen, dass die Zunge anfängt dem stark vorgewachsenen Unterkiefer nachzuwachsen, denn die Entfernung seiner Spitze von der Zungenspitze beträgt nun ca. 2,1 mm, ist also absolut etwas kleiner geworden, was relativ viel bedeutet, wenn man die Dimensionen des Präparates mit dem Stadium XXIII vergleicht.

Das etwas abgeflachte vordere Ende der medianen Partie der Zungenspitze ist breiter als früher und endet mehr abgerundet, nicht mehr so spitz wie bisher. Zugleich lässt der vordere Teil der Zunge eine Verbreiterung erkennen, so das er beträchtlich breiter ist als der hintere Teil (also umgekehrt wie in früheren Stadien).

Die mediane Zungenrinne ist deutlich und verliert sich nur im hintersten Abschnitt des Zungenkörpers. Neben dieser Zungenrinne liegen die seitlichen gewulsteten Teile der Zunge, die nach dem zugeschärften Rande hin abfallen. Die Anlage der Hornleiste ist in ihrer für die ausgebildete Zunge charakteristischen Gestalt fast vollkommen fertig. Ihre vorderen diver-

gierenden Schenkel sind lateral scharf abgegrenzt, diese Grenze zeigt von einer eingeschnürten Stelle — ungefähr in der Mitte des Zungenkörpers — nach hinten verlaufend einen lateralwärts flach vorragenden Buckel, auf den eine Einknickung folgt. Von da divergieren die jederseitigen Grenzlinien bedeutend und verlieren sich nach dem Seitenrand der hinteren Teile des Zungenkörpers hin.

Figur 24.



Schematische Umrisszeichnung der Zunge und des Unterkiefers von der Ente, Stadium XXXV. Die seitlichen Zungenwülste und die Gegend des Tuberculum impar sind in der üblichen Weise bezeichnet. In dem Zungengrund, dem Gebiet des zweiten und dritten Schlundbogens, sind diese nicht mehr bezeichnet worden.

In der Gegend dieser Formation zeigt der Seitenteil des Zungenkörpers jene früher beschriebene Falte oder Rinne, mit der sich die hintere Grenzfurche des Zungenkörpers vereint hatte, und die den eigentlichen Rand der Zunge gegen die mittleren

Teile scharf abgrenzt. Nach vorn verliert sich die Rinne, sodass dort die Wölbung des Zungenkörpers kontinuierlich zum Rande hin abfällt.

Dort, wo der Rand durch die eben erwähnte Furche abgegrenzt ist, zeigt er eine Vermehrung der in früheren Stadien beschriebenen Randknöpfchen oder -Höcker. Der zuerst auftretende bleibt der am weitesten aboral gelegene, an den sich dann oralwärts successive kleinere anlegen. Diese Bildungen entstehen nicht genau symmetriseh, denn auf der linken Seite des Präparates (Tafelfigur 22) ist der vorderste kaum abgegrenzt, während er auf der rechten Seite schon wohl zu erkennen ist. Auf der rechten Seite sind also fünf derartige Bildungen differenziert, auf der linken Seite vollständig nur vier.

Der hintere (aborale) Rand des Zungenkörpers zeigt ebenfalls deutliche Einkerbungen. Schon in früheren Beschreibungen war auf den hinteren medianen Höcker an der Grenze des Zungenkörpers aufmerksam gemacht worden, er ist vergrössert und deutlicher am Rande eingekerbt; an ihn schliessen sich kleiner werdende Höcker an, jederseits fünf an der Zahl. Der fünfte — von der Mittellinie an gerechnet — ist der kleinste und liegt da, wo der hintere Rand des Zungenkörpers in den Seitenrand übergeht.

Der Zungengrund (die Teile, die sich zwischen dem Zungenkörper und dem Kehlkopfeingang befinden) zeigt eine bemerkenswerte Umbildung des schon so früh aufgetretenen Buckels in seinen vorderen lateralen Teilen. Dieser früher rundliche Buckel, der eine etwas längere Achse besass, die in sagittaler Richtung verlief, hat sich zu einem dreiseitigen Gebilde umgeformt. Die Spitze des annähernd rechtwinkeligen gleichschenkligen Dreieckes liegt nach der Mittellinie hingewendet, die Basis am Seitenrand des Zungengrundes. Gegen den Zungengrund ist der orale Winkel des Dreieckes durch eine sehr tiefe Grube geschieden, während eine seichtere Furche den aboralen

Schenkel von dem hinter ihm liegenden Teil des Zungengrundes trennt.

Auf dieser Bildung sind zahlreiche warzenähnliche Prominenzen aufgetreten, die als Papillenbildungen zu bezeichnen sind.

Der sonst weiter keine Reliefbildungen zeigende Zungengrund wird aboral von dem Kehlkopf begrenzt, dessen wulstförmiger Eingang noch wohl zu erkennen ist, der immer noch durch sich allerdings stark auflockerndes Epithel verschlossen ist.

Der in den Rachenraum hineinragende Teil des Kehlkopfes hat eine dick spindelförmige Form, die Achse der Spindel liegt in der Medianebene. Der grösste quere Durchmesser teilt diese Achse ungefähr an der Grenze des mittleren Drittels gegen das hintere

An dem von der Zunge frei gelassenen Teil des vorderen Abschnittes des Unterkiefers sieht man jene früher beschriebenen Bildungen; nur sind sie etwas mehr verdeckt als im Stadium XXXIII, weil eben die Zunge weiter nach vorn vorgewachsen ist (sie ragt jetzt ca. 3 mm über den festgewachsenen Teil nach vorn frei heraus). Die vorderste Rinne, die aus dem in Stadium XXX sichtbaren medianen Grübchen entstanden war, hat sich jetzt weiter seitlich parallel dem äusseren Kontur des Kiefers verlängert.

Die ausgebildete Zunge des erwachsenen Tieres muss hier auch ausführlicher beschrieben werden, schon um die bisher geschilderten Stadien zum Ende der Entwickelung zu führen, und um einige Ergänzungen der in der Literatur vorliegenden Angaben zu machen (Tafelfigur 23).

Die Zunge hat im Gegensatz zu den meisten Zungen anderer höherer Tiere eine deutliche Verbreiterung im vordersten Teil, an dem ganz vorn die abgerundete Spitze dran sitzt, die nicht ganz bis zur Schnabelspitze des Unterkiefers reicht. Diese stumpfe Spitze ist scharf gegen die ausladenden Seitenteile abgesetzt, nicht nur dadurch, dass die flache Spitze sich gegen

jene mehr gewulsteten Teile absetzt, sondern auch dadurch, dass diese letzteren meist stärker pigmentiert sind, während die Spitze frei von Pigment erscheint.

Die mediane Zungenrinne, die fast bis zum hinteren Rande des Zungenkörpers reicht, setzt sich auch auf die Spitze als flachere Vertiefung fort.

Die vorderen Seitenteile der Zunge sind am Rande durch schräg von lateral medianwärts verlaufende kurze Furchen eingekerbt. Die oben erwähnte pigmentierte Zone setzt sich in einer geraden Linie scharf gegen die mittlere nicht pigmentierte Gegend ab. Diese Grenzlinie läuft fast ganz genau parallel dem Unterkieferrande, so dass also die Linien der beiden Zungenhälften oralwärts konvergieren.

Nach hinten zu verschmälert sich die Zunge allmählich, von der Mitte des Zungenkörpers an behält sie dann aber nach hinten ungefähr die gleiche Breite, so dass dort die Zungenränder beiderseits parallel verlaufen. In diesem Teil der Zunge sind an dem nun glatten Zungenrand auch nicht mehr die vorn beschriebenen Einkerbungen zu sehen.

Die Zungenspitze ist an dem in der Tafelfigur 23 abgebildeten Präparat ca. 6 cm von dem hinteren Rande des Zungenkörpers entfernt. Sie hat an ihrer Basis eine Breite von ca. 12 mm und eine Länge von 5 mm. Vorn beträgt die grösste Breite der Zunge 22 mm, hinten, ca. 35 mm von der Spitze der Zunge entfernt, 19 mm.

Während vorn die Zungenoberfläche im ganzen glatt ist, ändert sich dies Bild nach hinten hin wesentlich.

Im mittleren Teil der Zunge beginnen 18 mm von der Spitze entfernt die vorderen Schenkel der Hornleisten, die als scharf abgesetzte schmale, nach hinten konvergierende Leisten mehr oder weniger nahe der mittleren Zungenrinne liegen. Sie sind durch zahlreiche Furchen quer eingekerbt.

Nach hinten zu verbreitern sich plötzlich die beiden Schenkel zu zwei höckerartig vorspringenden Bildungen, die dann wieder durch eine kleine Furche jederseits abgegrenzt werden, und alsdann gehen die Hornleisten in den Rand eines dreiseitigen Feldes über und erreichen an der hinteren Grenze des Zungengrundes den Zungenrand.

Dieses dreiseitige Feld bildet ein gleichseitiges Dreieck, dessen Spitze nach vorn sieht und das durch die mediane Zungenrinne in zwei Hälften — zwei rechtwinkelige Dreiecke — zerfällt. Diese beiden Hälften sind in den Mundraum vorgewölbt und zeigen einige leichte, schräg verlaufende Falten auf der Oberfläche.

Seitlich von diesen scharf begrenzten Bildungen zeigt der sich unmittelbar daran anschliessende Abschnitt der Zungenoberfläche zahlreiche dicht nebeneinander liegende rundliche, flache warzenförmige Bildungen, die diesen seitlich abfallenden Teil der Oberfläche fast vollständig bedecken.

Ungefähr zwei Millimeter vom Zungenrande entfernt hören diese Warzen auf und im Bereich des, wie oben erwähnt, gleich breit bleibenden Abschnittes der Zunge fällt der Zungenrücken steil ab und bildet gewissermafsen eine Stufe nach dem Rande hin. Dieser im Niveau tiefer liegende Teil der Zungenoberfläche hat eine Länge von ungefähr 2 cm. Dieser schmale, 2 mm breite Bezirk ist mit zahlreichen, starken, büschelweise konvergierenden Borsten besetzt, deren lateral gerichtetes freies Ende nicht über den freien Zungenrand herüberreicht. Diese Stelle soll weiterhin als seitlicher Borstenrand der Zunge bezeichnet werden.

Die vordere Grenze der Borstenbildungen befindet sich also da, wo der eingekerbte Rand des vorderen Teiles der Zunge aufhört.

Bei der Beschreibung des hintersten Teiles der Zunge ist noch zu erwähnen, dass die seitlichen Spitzen des dreieckigen

Feldes am Zungenrande nach hinten umbiegen und sich in den Seitenteilen des Zungengrundes verlieren.

Der Hinterrand des Zungenkörpers verläuft in einer aboral schwach konvexen Linie, und ist in seiner ganzen Ausdehnung ebenso wie die soeben beschriebenen Ausläufer des dreiseitigen Feldes von kleinen kegelförmigen Papillen besetzt. Diese haben ungefähr eine Länge von 1—2 mm; medial liegen die längeren, lateral liegen die kürzeren. Genau in der Medianlinie steht eine durch grössere Zwischenräume von den benachbarten getrennte Papille.

Von hier nach hinten bis zur Gegend des Kehlkopfes müssen wir den Zungengrund rechnen, an dem auch noch bemerkenswerte Bildungen zu verzeichnen sind.

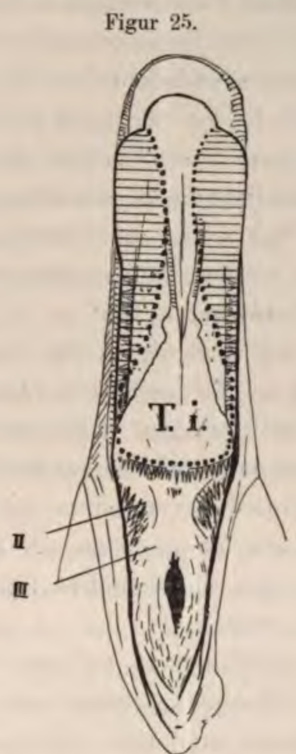
Unmittelbar hinter der erwähnten medianen Papille liegt ebenfalls in der Mittellinie eine Gruppe von kleinen Papillen, ca. fünf bis sechs an Zahl. Neben diesen und unmittelbar hinter ihnen ist der Zungengrund glatt, seitlich aber befindet sich im Anschluss an die Ausläufer des dreiseitigen Feldes des Zungenrückens jederseits ein Bezirk, der mit ziemlich langen (2—3 mm) Papillen besetzt ist, die etwas schräg stehen und deren Spitze nach hinten gerichtet ist. Diese Papillen nehmen den Seitenteil des Zungengrundes vollständig ein, werden nach dem Kehlkopf hin kleiner und hören an der Falte, die den Zungengrund vom Pharynx trennt, auf. Sie nehmen jederseits ein Dreieck ein, dessen Basis lateral, dessen Spitze medial liegt.

Der Kehlkopfeingang bildet eine ziemlich breite, spindelförmige mediane Spalte und ragt ziemlich stark vor; hinter ihm befinden sich zahlreiche Falten, die mit kleinen spitzen Zotten besetzt sind. Seine Verhältnisse sind aus der Figur klar ersichtlich, wir brauchen auch hier nicht näher darauf einzugehen.

Unschwer sind die im Stadium XXXV sichtbaren Bildungen mit den eben beschriebenen der erwachsenen Zunge in

Einklang zu bringen. Die Warzen neben den Hornleisten treten sehr spät auf. Die spitzigen Bildungen des seitlichen Borstenrandes entstehen aus den rundlichen Buckeln, die im Stadium XXXV beschrieben sind. Ein solcher Hügel liefert

Figur 25.



Schematische Umrisszeichnung des Unterkiefers und der Zunge von der erwachsenen Ente. Um $^1/_5$ der natürlichen Grösse verkleinert. Alle Textfiguren, 13, 15, 16, 17, 18, 20, 21, 22, 23, 24, sind so gezeichnet, dass die Entfernung vom vorderen Rande des Unterkiefers bis zum Eingang des Kehlkopfes immer die gleiche ist. So kann man diese Figuren betreffs des Wachstums der einzelnen Gebiete direkt vergleichen.
Die sonstigen Bezeichnungen sind dieselben. Ob die vordere Breite des Tuberculum impar ganz genau den tatsächlichen Verhältnissen entspricht, kann nicht angegeben werden, da natürlich eine Abgrenzung der Teile dort absolut unmöglich ist. Im wesentlichen entspricht aber die Figur den wirklichen Verhältnissen, soweit man diese durch Vergleichung der letzten Stadien feststellen kann.

eine Gruppe von Borsten, die ihre Zusammengehörigkeit an der konvergierenden Lage der einzelnen Borsten erkennen lassen.

Der Übergang des seitlichen Randes des Zungenkörpers zum Zungengrunde, der im ausgewachsenen Zustand durch die beschriebene leistenartige Falte vermittelt wird, ist beim Embryo so nicht vorhanden. Diese Falte kommt wohl erst später durch die starken Wachstumsverschiedenheiten zu stande. Die beiden lateralen dreiseitigen Felder, die schon im Stadium XXXV kleine Warzen erkennen lassen, liefern dann die mit Papillen besetzten Gebiete derselben Stelle des Zungengrundes, die auch beim erwachsenen Tier noch die dreiseitige Form erkennen lassen. Die mediane vordere Papillengruppe des Zungengrundes tritt am Ende der Entwickelung auf.

Alsdann öffnet sich auch der Aditus laryngis, der bis zum Ende der Ausbildung im Ei geschlossen bleibt, indem die beiden Lippen, die den spaltförmigen embryonalen Larynxeingang bilden, auseinanderweichen und so den breiten Zugang zu dem schon lange ausgedehnten Larynxraume herstellen.

Natürlich muss die Zunge noch ein beträchtliches Stück nach vorn wachsen, um die definitive Länge ihrer Spitze zur Unterkieferspitze zu erreichen.

Die Unterfläche der Zunge ist teilweise an der Tafelfigur 24 sichtbar, in der die Zunge möglichst weit von der Unterlage hochgeklappt ist. Daran sieht man, dass mehr als die Hälfte der ganzen Zunge frei ist, nur der kleinere hintere Teil ist festgewachsen. Das Frenulum ist sehr kurz. Am besten überblickt man die Unterseite der Zunge, wenn man die Zunge abschneidet (Tafelfigur 25). Alsdann sieht man, dass am ganzen vorderen freien Teil der Zunge, beginnend an dem vordersten schmalen zipfelförmigen Abschnitt, auf jeder Seite ein flacher Wulst liegt, der von dem dorsalen Teil der Zunge (cf. Abbildung 33—38 im Text) durch eine tiefe Furche getrennt ist. In der Medianlinie verläuft eine schmale Leiste, die jene flachen Wülste

begrenzt. Kurz vor dem hinteren Ende der sich dort etwas verschmälernden Wülste ragt auf jeder Seite ein kleiner zungenförmiger Zipfel hervor, der an der Tafelfigur 24 im Profil sichtbar ist (an der Tafelfigur 25 ist der Zipfel bezeichnet [1]).

Weiter nach hinten setzen sich die flachen Wülste jederseits in einen schmalen, leistenförmigen, niedrigen Wulst fort, der am angewachsenen Teil der Zunge entlang läuft und etwas hinter dem eigentlichen Zungenkörper an dem Seitenrande endet. Dort erhebt sich demnach der Seitenrand der Zunge nur ganz wenig über den Mundboden und man sieht das hintere Ende dieser Bildungen bei der Betrachtung der Zunge von oben her neben jener paarigen Hornpapillengruppe liegen, die früher beschrieben ist und die an der Tafelfigur 23 neben dem Verweisungsstrich liegt. An derselben Figur ist die Stelle, wo diese Wulstbildungen der Unterseite vom Dorsum her sichtbar werden, mit einem Sternchen bemerkt. Weiter aboralwärts verlieren sich diese Gebilde in den Seitenflächen der Kehlkopfgegend.

Diese seitlichen Faltenbildungen geben somit eine Nische ab, in die das hintere Ende der Zunge eingelassen ist. Sie können also als eine Art Scheidenbildung aufgefasst werden, in die sich die zwar sehr wenig bewegliche Zunge nicht oder doch in nur geringem Grade zurückziehen kann; man würde also wohl besser von dem Rudiment einer Scheide sprechen können.

Die an der Unterseite der Zunge beschriebenen Bildungen können vielleicht auch mit dieser rudimentären Scheidenbildung in Verbindung gebracht werden. Es wäre wohl denkbar, dass bei dem sehr starken Vorwachsen der Zunge die Scheidenbildungsanlagen an die Unterseite der Zunge gezogen werden.

Das Frenulum linguae ist ein Abkömmling der Zungenspitzenleiste, die in früheren Stadien beschrieben wurde. Durch das starke Vorwachsen der Zunge über die festgewachsene

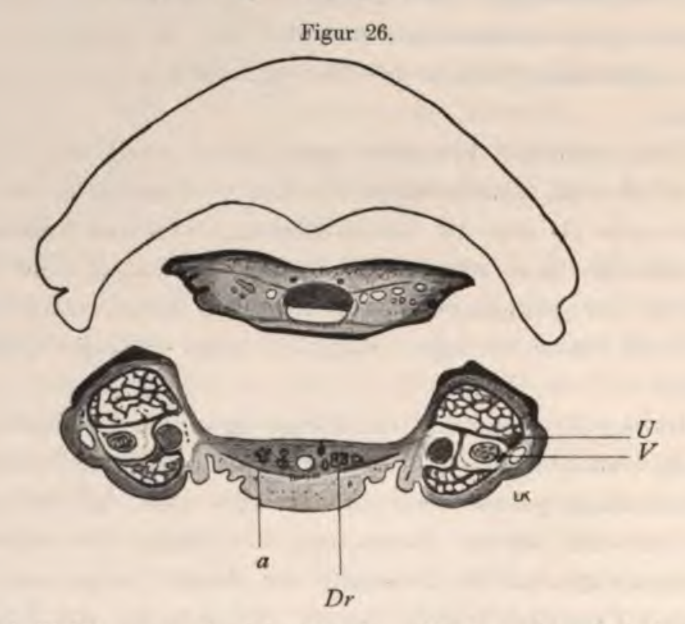
Stelle hinaus kommt es an die Unterseite der Zunge. Die als Scheidenbildung aufgefassten Falten trennen sich beim Vorwachsen durch sehr spät entstehende Furchen von dem Zungenkörper ab. Ganz zuletzt wachsen dann die lateralen Zipfel (Tafelfigur 25, 1) hervor, deren Bedeutung unklar ist.

Figur 26 bis 39.

Serie von 14 aufeinander folgenden Querschnitten durch den Mundboden und die Zunge der Ente, Stadium XXXIX. Der Oberschnabel ist im Kontur angegeben.

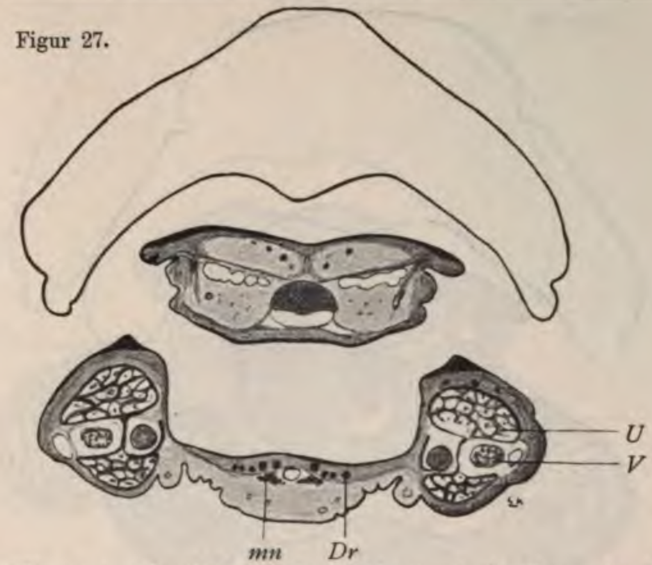
V = Venen.
U = Unterkiefer.
D = Drüsen.
V = N. trigeminus IX. N. glossopharyngeus.
a = M. mylohyoideus.
mn = M. geniohyoideus + glorioglossus.
p = hinterer unpaarer Fettkörper.
* = Falte neben der Zunge.

Figur 26.



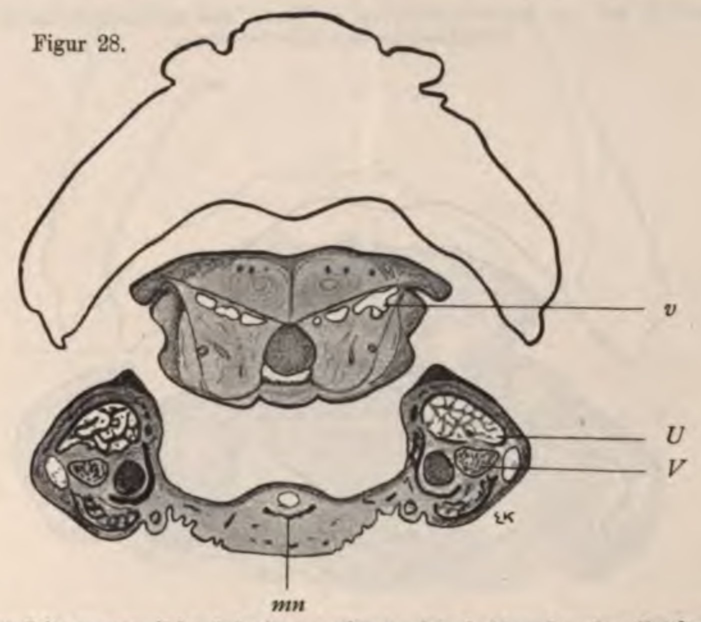
Querschnitt 1,5 mm von der Schnabelspitze entfernt, vorderes Ende des Paraglossalzipfels in der Zunge. Beginn des davon ausgehenden horizontalen Septum, darunter Venen.

Figur 27.



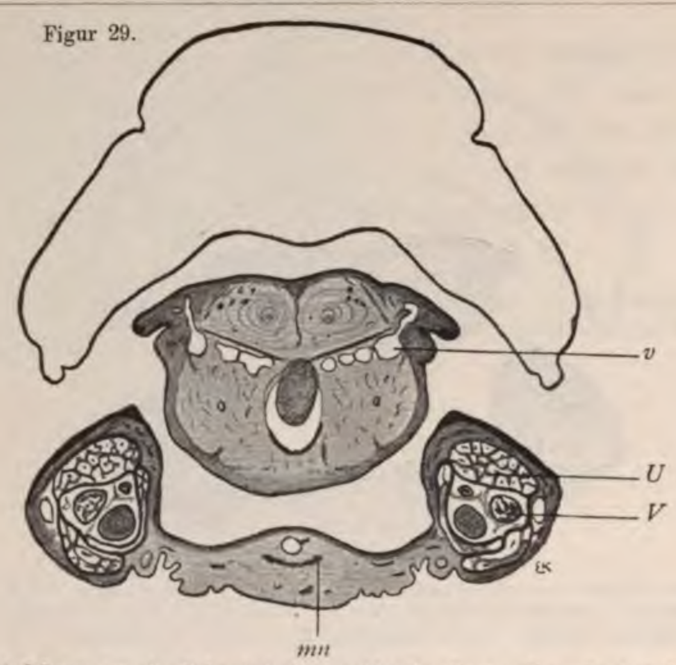
Schnitt 2,25 mm von der Schnabelspitze entfernt. In der Zunge das horizontale Septum, darunter erweiterte Venen. Eben beginnendes Erscheinen des medianen Septum. Am Mundboden die vorderen sublingualen Drüsen.

Figur 28.



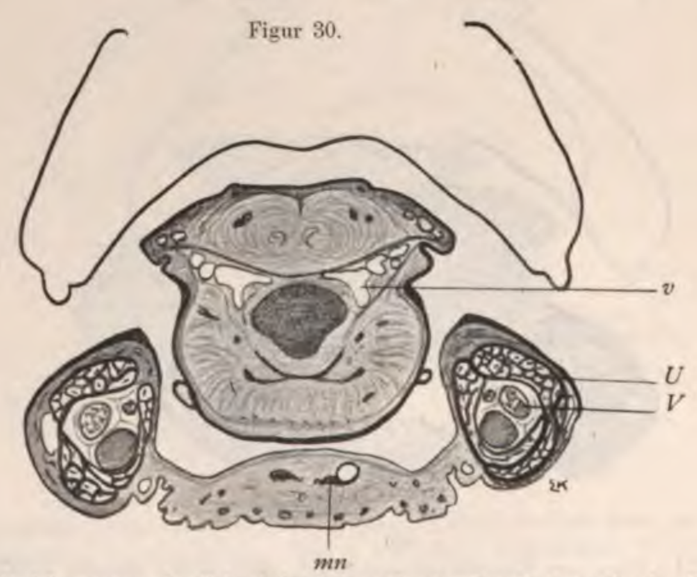
Schnitt 3,0 mm von Schnabelspitze entfernt. Die beiden dorsalen Fettkörper durch das mediane Septum getrennt. Unter dem Paraglossalfortsatz die Enden des M. hyoglossus ant.

Figur 29.



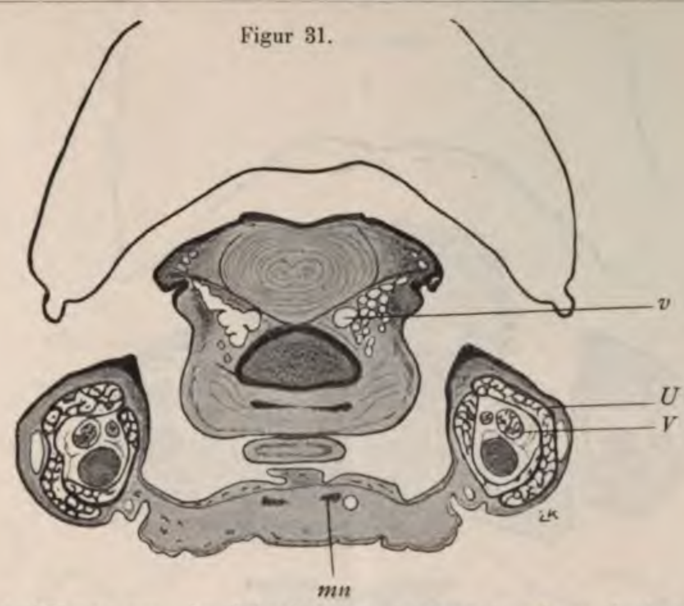
Schnitt 3,7 mm von der Schnabelspitze entfernt. Das mediane Septum hat am Paraglossum eine Unterbrechung.

Figur 30.



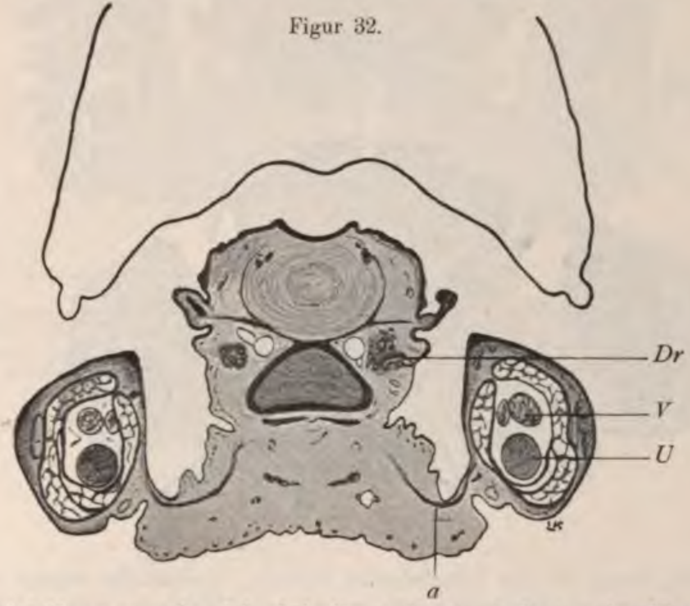
Schnitt 4,3 mm von der Schnabelspitze entfernt. Am Unterrande der Zunge Beginn der zipfelförmigen Bildungen.

Figur 31.



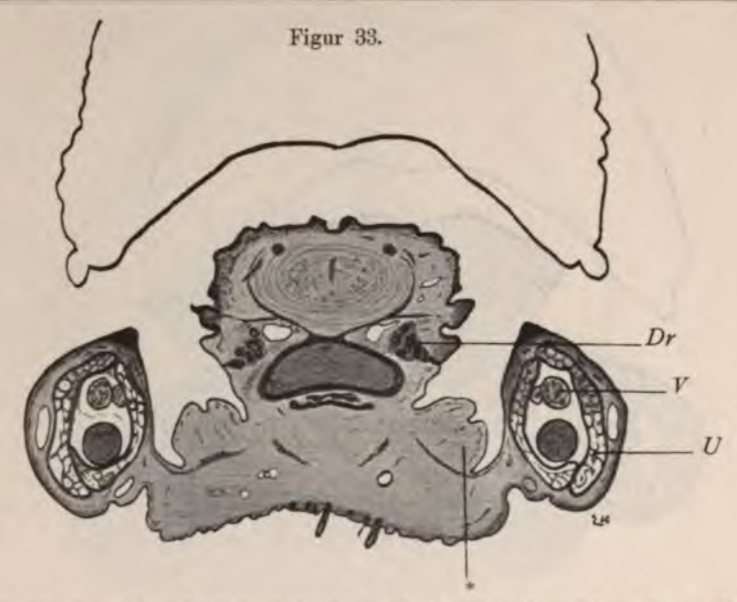
Schnitt 4,75 mm von der Schnabelspitze entfernt, medianes Septum verschwunden. Unter der Zunge der unpaare Zipfel quer getroffen.

Figur 32.



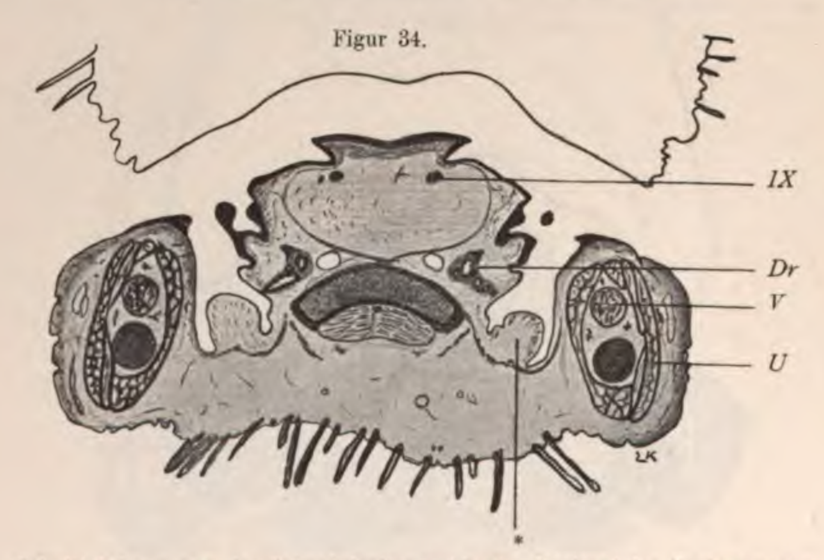
Schnitt 5,42 mm von der Schnabelspitze entfernt Auftreten des M. mylohyoideus (a). Ansatz der Zunge am Mundboden; über dem Verweisungsstrich für a. die seitliche Zungenfalte angedeutet (später *).

Figur 33.



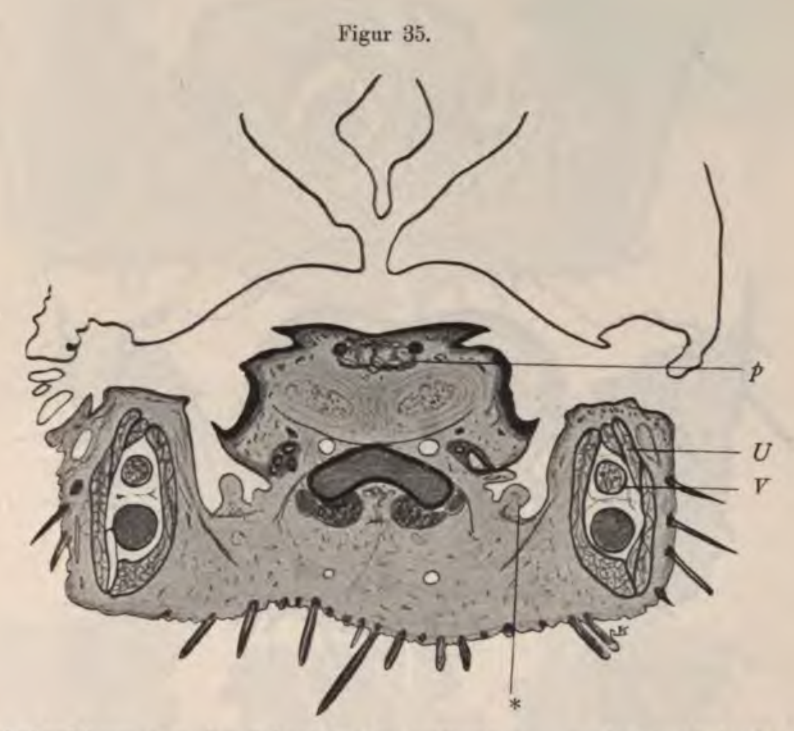
Schnitt 6,0 mm von der Schnabelspitze entfernt. Gute Ausbildung der seitlichen Zungenfalte *. Lage der Zungenranddrüsen Dr.

Figur 34.



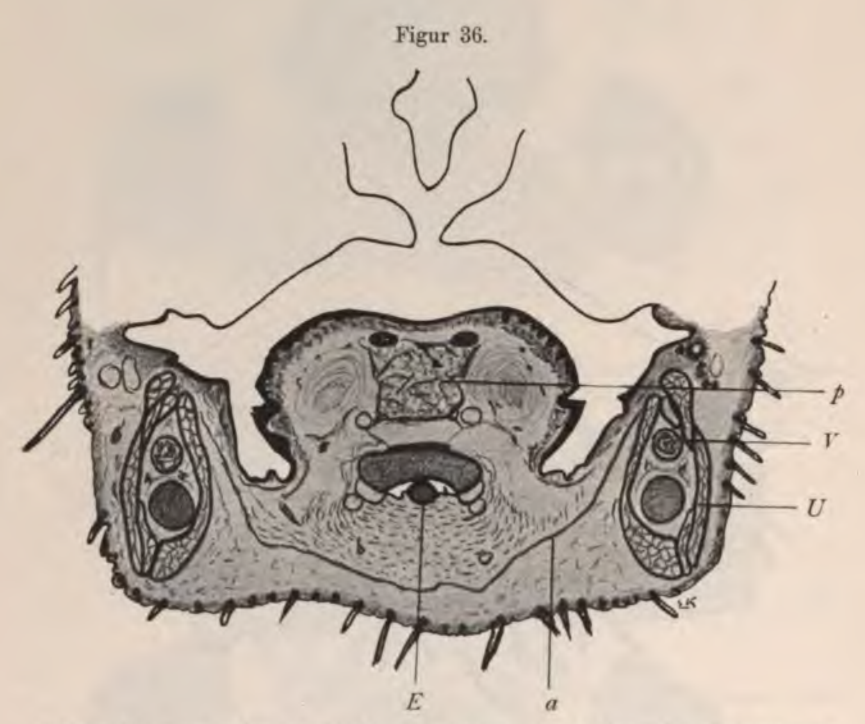
Schnitt 7,0 mm von der Schnabelspitze entfernt. Horizontales Septum umgewandelt zur zirkulären Begrenzung des unpaaren Teiles der vorn und hinten paarigen Fettkörper. Venenplexus verschwunden. M. hyoglossus unter dem Paraglossale.

Figur 35.



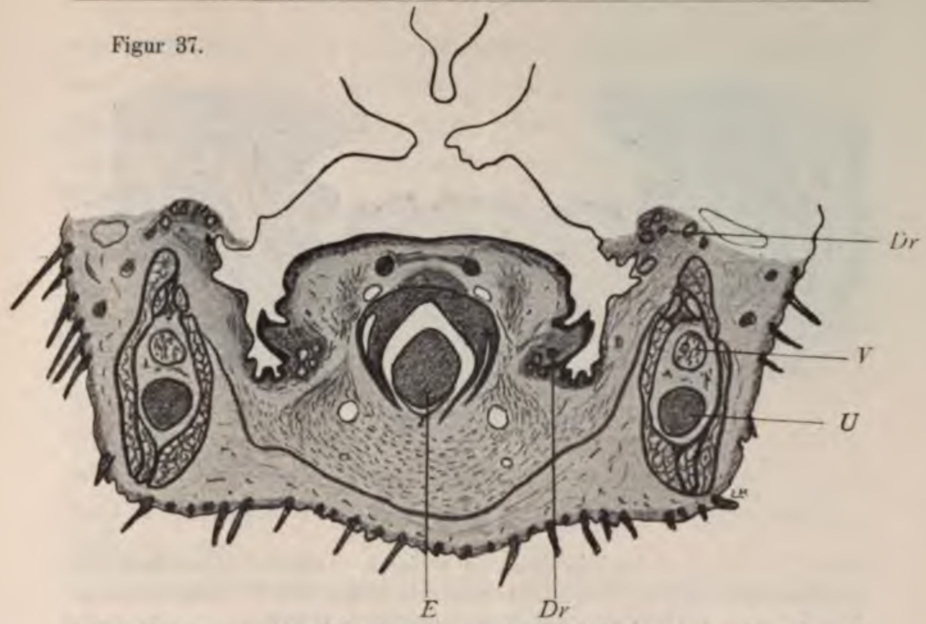
Schnitt 7,6 mm von der Schnabelspitze entfernt. p = vorderstes Ende des hinteren unpaaren Zungenfettkörpers. Der darunter liegende Fettkörper beginnt damit wieder paarig zu werden.

Figur 36.



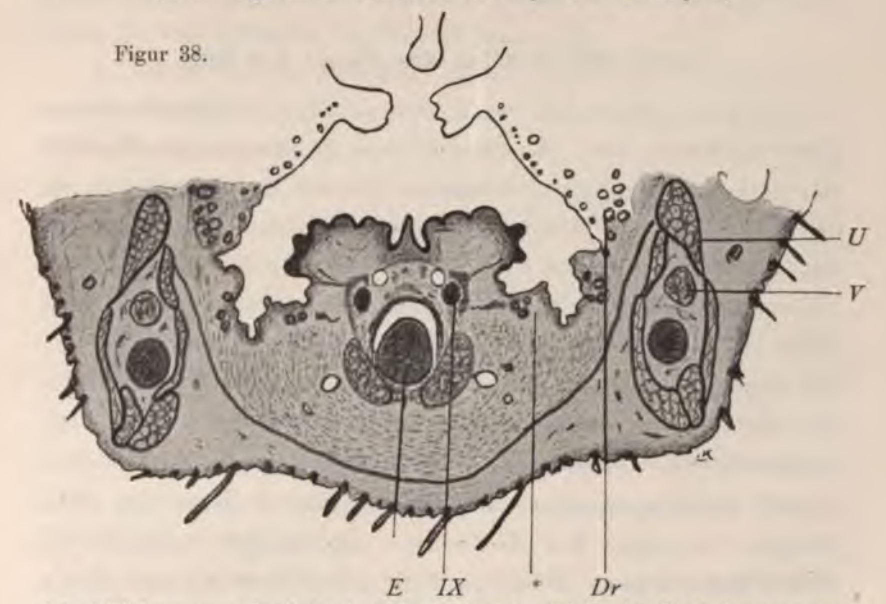
Schnitt 8,2 mm von der Schnabelspitze entfernt. Volle Ausbildung des hinteren unpaaren Zungenfettkörpers. a = Mylohyoideus vollständig entwickelt, trennt die Zunge vom Mundboden. E vorderste Spitze des Entoglossum. Über dem unpaaren Fettkörper der N. IX.

Figur 37.



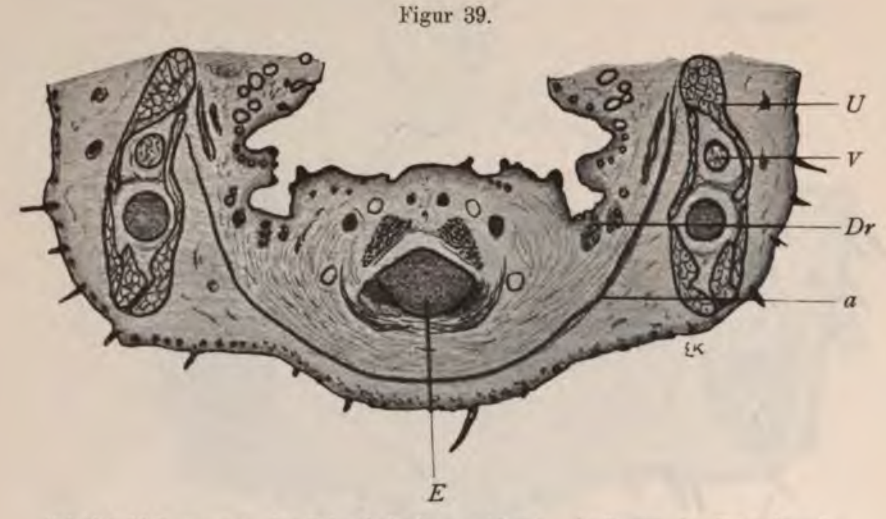
Schnitt 8,75 mm von der Schnabelspitze entfernt. Gelenk zwischen Paraglossale und Entoglossum. Aufhören des unpaaren Fettkörpers,

Figur 38.



Schnitt 9,1 mm von der Schnabelspitze entfernt. Hinterstes Ende der paarigen Zungenfettkörper in den beiden hinteren Enden des Zungenkörpers, die durch eine grosse Zotte voneinander getrennt sind.

Figur 39.



Schnitt 10,0 mm von der Schnabelspitze entfernt. Aufhören des Paraglossale. Zungengrund. Über dem Entoglossum die Sehne des M. keratohyoideus. Vergrösserung aller Schnitte ca. 14fach.

Innere Organisation der Zunge der Ente.

Die innere Organisation der fertigen Zunge bildet sich erst in späteren Stadien aus. Es handelt sich, da wir von den Muskeln etc. und dem Skelettsystem absehen können, im wesentlichen um das Auftreten von Fettkörpern, Schwellgewebe und Bindegewebssepten. An der Hand einer Reihe von Querschnitten einer Entenzunge, wenige Tage vor dem Auskriechen des Tieres, sollen diese Bildungen beschrieben werden (Textfigur 26—39). Sie unterscheiden sich nur unwesentlich von den Verhältnissen der erwachsenen Zunge, von der eine Reihe von guten Querschnittsbildern vorliegen (cf. Prinz Ludwig Ferdinand v. Baiern).

In der Zungenspitze endet der vordere Fortsatz des Paraglossale (cf. später) und die Sehnen, die an ihm vorbei in die Schleimhaut ziehen. Dabei sind diese von dem Knorpel durch sehr lockeres spaltenreiches Bindegewebe getrennt, das ähnlich

wie ein Schleimbeutel aussieht. Das Bindegewebe ist sehr derb und geht am Rande des Knorpels in das derbe Perichondrium über; Gefässe, namentlich weite Venen und Nerven, sind dort reichlich zu finden. Das Epithel ist dick und verhornt; die Papillen, die an der Zunge des erwachsenen Tieres zu finden sind, sind noch nicht vorhanden.

Bald sieht man, dass das Bindegewebe von dem Rande des Paraglossale als eine Scheidewand nach dem Seitenrand der Zunge zieht, und so einen dorsalen oberhalb des Knorpels gelegenen und einen ventralen Abschnitt von einander trennt. Der dorsale ist noch durch die Anheftung des Knorpels an die mediane Rinnengegend der Zunge wieder in zwei Abteilungen geteilt, (Textfigur 27 u. 28), und der ventrale ebenso durch den Knorpel selbst.

In dem ventralen Abschnitt, unmittelbar unter dem horizontalen Bindegewebsblatt liegen stark erweiterte Venen, die als Schwellkörper bezeichnet werden müssen, deren erste Bildung schon in viel früheren Stadien zu sehen ist.

In etwas von der Zungenspitze entfernten Stellen sieht man, dass die beiden dorsal von dem horizontalen Septum liegenden Teile eine dreiseitige Form haben und bedeutend kleiner sind als die ventralen Teile, von denen am Zungenrande noch ein kleines Feld durch eine bindegewebige Platte abgegrenzt ist. (Textfigur 28). Das Gewebe der dorsalen Abschnitte ist ungemein zart und zeigt eine sehr schöne konzentrierte Schichtung um einen Kern etwas festeren Gewebes herum, dorsal von dem nun der Zungenstamm des Nervus glossopharyngeus liegt, um den herum auch eine leichte konzentrierte Schichtung zu bemerken ist. Nachdem was man an späteren Schnitten sehen kann, entwickelt sich in der Mitte dieses konzentrischen Hauptsystems ein Lymphraum.

In dem ventralen Abschnitte bemerkt man, dass mit Verlagerung des Knorpelstückes in die Mitte der Zunge, die

Abscheidung der beiden ventralen Hälften verschwindet und ihre Gewebsmassen unter dem Skelettstück zusammenfliessen. (Textfigur 29). Auch sie bestehen aus zartem Gewebe, das aber nicht solche regelmäſsige Anordnung zeigt.

Die sehr erweiterten Venen, die sich hier immerfort noch finden, sind als Schwellkörper beschrieben worden. Ihrem Bau nach (auch beim erwachsenen Tier) darf man sie aber durchaus nicht mit dem Schwellgewebe an den Genitalien vergleichen, denn hier ist immer die Venenwand als isoliertes Gebilde von dem umgebenden Gewebe wohl zu trennen. Wir dürfen sie also wohl nur als erweiterte und miteinander reichlich kommunizierende Venen bezeichnen, ähnlich wie bei dem Schwellgewebe der Nase, nur dass hier immer noch deutlicher der Charakter des Gefässes hervortritt. So dürften wir hier wohl den phylogenetischen (oder funktionellen?) Beginn der Schwellkörperbildung vor uns haben, deren weitere Stufen die Schwellgewebe der Nase, und die Corpora cavernosa penis sind.

Beide Fächer, die dorsalen und die ventralen enthalten bei der erwachsenen Ente sehr reichlich Fett, das von Gefässen durchsetzt ist, so dass wir hier, da auch die Abgrenzung eine scharfe ist, von Fettkörpern reden können.

In der Gegend kurz vor dem Ende der freien Zungenspitze verschwindet auch in den dorsalen Abteilungen die Scheidewand und beide dorsalen Fächer fliessen zusammen. Allmählich vereinen sich auch ihre Zentren (Textfig. 30 u. 31) und dann entwickelt sich um diesen hinteren Fettkörper eine besondere Bindegewebshülle, die mit dem horizontalen Septum zusammenhängt.

Da wo die erweiterten venösen Räume im vorderen Teil der Zunge liegen, finden wir im hinteren die später beschriebenen Drüsen; wenn auch dort einige starke Venen immer noch zu finden sind, so kommunizieren sie doch nicht mit einander.

Sobald die Zunge am Mundboden angewachsen ist, konfluiert der untere ventrale Raum mit dem Gewebe des Mundbodens,

das ebenfalls sehr locker ist und man kann keine Grenze zwischen der Zunge und dem Mundboden angeben. (Textfigur 33).

Im hinteren Teil der Zunge ist dann auch der ventrale Fettkörper verschwunden, der also bei weitem nicht die Ausdehnung hat, wie der dorsale, der bis an den hinteren Rand des Zungenkörpers reicht.

Wenn die Hornleisten an der Zungenoberfläche aufhören, dann findet sich dorsal von dem Skelett der Zunge ein derber Bindegewebsabschnitt, der median gelegen ist, der später in seinem Inneren Fett entwickelt, und an dessen dorsaler Fläche die Nervi glossopharyngei liegen. Da wo die Artikulation zwischen dem Paraglossale und dem Entoglossum ist, hört dieser hintere derbe Fettbindegewebskörper auf. Durch ihn wird der vordere Fettkörper in zwei hintere Zipfel gespalten, die ihrerseits an den hinteren Seitenrändern des Zungenkörpers enden.

Der Zungengrund zeigt keine derartige Abteilungen mehr, in ihm häufen sich die Muskelsehnen und Skelettstücke, dass dafür auch kein Platz wäre. (cf. Textfigur 39).

Die haarartigen Bildungen am Seitenrand der Zunge sind verhornte Papillen, die sich als sehr schlanke Zotten aus den früher beschriebenen Hügeln differenziert haben.

Sehr schön zeigt die Entenzunge die Anpassung der Oberfläche an den Gaumen, auf die neuerdings Göppert die Aufmerksamkeit gelenkt hat. Dadurch finden eine ganze Reihe der eigentümlichen Bildungen der Oberfläche der Zunge eine schöne Erklärung, speziell ist die Zunge der Ente mit ihren Zotten etc., die den gleichartigen Bildungen am Gaumen entsprechen, als ein wirksamer, den Fischreusen ähnlicher Seih- oder Filtrierapparat aufzufassen.

Einen sicheren Zusammenhang der inneren Organisation der Zunge mit der Ontogenese in dem Sinne, dass die einzelnen Komponenten der Zungenbildner im Inneren noch erkennbar wären, ist nicht zu finden.

Lage der Zungeanlagen zur Rachenmembran.

Es ist natürlich von Bedeutung auch hier noch die Beziehung der Komponenten der Zungenanlage zur Rachenmembran festzustellen, um sagen zu können, welchen Anteil das Ektoderm und das Entoderm an dem Überzug der Zungenoberfläche hat. Zu dem Zweck wurden die Stadien I—III genauer untersucht, bei denen die Rachenmembran entweder noch vorhanden war, oder doch nach ihrem Durchreissen sich noch die Stelle ihres Ansatzes am ersten Schlundbogen erkennen liess.

Die Tafelfigur 1 zeigt bei der mit einem Sternchen bezeichneten Stelle den Rest der Ansatzstelle am ersten Schlundbogen. Alles was hinter dieser Membran liegt, muss also dem Entoderm angehören. Es ergibt sich daraus ganz ohne Zweifel, dass das gesamte Gebiet des Tuberculum impar, die mediane Thyreoideaanlage etc. entodermal überzogen ist. Die einzige Schwierigkeit, die besteht, wäre nur die, zu sagen, welche Teile des ersten Schlundbogens entodermal und welche ektodermal überzogen sind. Vor den Ansatzstellen der Rachenmembran liegt nämlich auch noch der vordere wulstige Rand der ersten Schlundbogen. Sobald die Ansatzstelle der Rachenmembran verschwunden ist und sich der erste Schlundbogen so enorm ausdehnt, ist natürlich eine Verschiebung der Gebiete sehr bedeutend und kaum zu kontrollieren.

Es ist mir aber sehr wahrscheinlich, dass die seitlichen Zungenwülste zum grössten Teile dem Ektoderm angehören (ebenso wie bei den Reptilien). Alles übrige Epithel der Zunge wird dann vom Entoderm geliefert.

Wachstum der Zunge.

Um die Wachstumsverhältnisse der Zunge und der ganzen Zungengegend während der Entwicklung zu bestimmen, wurden Umrisszeichnungen von den in den Tafelfiguren dargestellten

Stadien auf die Grösse der erwachsenen Zunge gebracht, was auf photographischen Wege verhältnismäfsig leicht zu machen ist. Als Grundlage für diese Arbeiten wurde die Entfernung der vorderen Spitze des Unterkiefers von dem oralen Umfange des Kehlkopfeinganges gewählt. Leider ist dies Mafs bei jüngeren Stadien nicht mit der wünschenswerten Sicherheit zu bestimmen, es erwies sich aber von allen Mafsen als das brauchbarste. Bei allen Stadien wurde dann dieses Mafs auf die Länge gebracht, die es bei der ausgebildeten Zunge des erwachsenen Tieres hat, die in richtigen Dimensionen in der Tafelfigur 23 dargestellt ist. Von diesen Bildern, die auf solche Weise gewonnen waren, wurden Pausen angefertigt und durch Aufeinanderlegen dieser konnten dann die unten mitgeteilten Resultate gewonnen werden, die auch bei Berücksichtigung der unvermeidlichen Fehler sichere Anhaltspunkte über das Wachstum der Gegend geben. (Die Textfiguren 13, 15, 16, 17, 18, 20, 21, 22, 23, 24 geben eine Auswahl dieser Bilder, nur sind sie zur Reproduktion um $^1/_5$ verkleinert worden.)

Zunächst ergab sich die gewiss nicht uninteressante Tatsache, dass die Entfernung des Kehlkopfeinganges von dem hinteren Rande der Zunge (sobald sich dieser mit einiger Sicherheit bestimmen lässt), bei allen Bildern gleich gross ist. Hätte man diese Entfernung also als Grundmafs für die Vergleichung genommen, dann hätte man gesehen, dass bei allen Stadien die vordere Grenze des Unterkiefers gleich weit von dem Kehlkopfeingang entfernt ist.

Aus dieser Tatsache darf man wohl den Schluss ziehen, dass die Entfernung vom Kehlkopf zum hinteren Zungenrand gleichmäfsig wächst, also in späteren Stadien der Entwicklung relativ gleich bleibt.

Bei der Untersuchung der früheren Stadien stellt sich heraus, dass die Breite des Mundbodengebietes, das für die Zungenent-

wicklung in Betracht kommt, vom Stadium V bis Stadium XXIII dieselbe bleibt.

Sie wächst bis dorthin auch sehr gleichmäfsig, wahrscheinlich um Material bereit zu haben für das alsdann ziemlich schnell vor sich gehende Längenwachstum der Anlage, das mit einer Verschmälerung derselben Gebiete verknüpft ist.

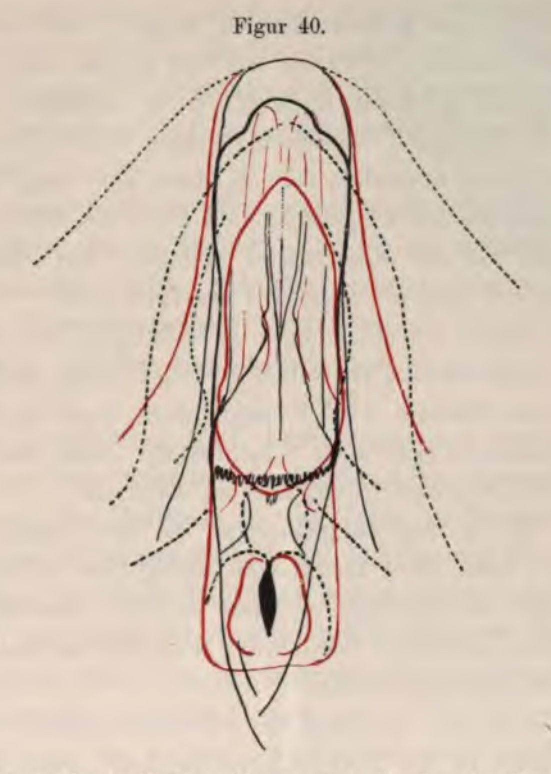
Betrachtet man die Thyreoideaanlage in ihrer Lage in den früheren Stadien, so findet sich, dass diese ziemlich schnell nach hinten rückt, ihre Entfernung vom oralen Unterkieferrande also vergrössert wird. Dieses Verhalten spricht für ein schnelleres Wachstum der vor ihr liegenden Gebiete, des Tuberculum impar und des Unterkiefers.

Die Ausdehnung der Gebiete der zweiten und dritten Schlundbogen bleibt im ganzen auch gleich bis in das XV. Stadium hinein, dann macht sich aber eine nicht unerhebliche Verschmälerung dieser Teile im sagittalen Durchmesser geltend, die übereinstimmt mit der Reduktion der hinteren Schlundbogen.

Das eben erwähnte Vorwachsen der Gebiete des ersten Schlundbogens und des Tuberculum impar in derselben Breite, bleibt erkennbar bis zum Stadium XXIII. Dagegen zeigt sich eine relative Verschmälerung der ganzen Anlage vom Stadium XXIV an, in dem die hintere Grenze der Zunge zuerst deutlich wird. Von jetzt an bleibt diese, wie oben gesagt, verhältnismäfsig gleich weit von dem Kehlkopfeingang entfernt. Die Reduktion der hinteren Schlundbogen ist also beendet, der Kehlkopf steigt nicht mehr oralwärts auf, die Verhältnisse ändern sich hier hinten nicht mehr.

Die Verschmälerung der vorderen Gebiete erfolgt nun rasch. Bald (vom Stadium XXX an) verschmälert sich auch der hintere Teil des Zungenkörpers, aber doch nicht in dem Mafse, wie der vordere Abschnitt. Dies demonstriert auch die Textfigur 40, in der die mit rot gezeichnete Umrisslinie das Stadium XXXI wiedergibt, die ausgezogene schwarze Linie die ausgewachsene

Figur 40.



Übereinandergezeichnete Umrisszeichnungen (nach dem im Text erläuterten Verfahren reduziert) von der Zunge und dem Unterkiefer der Ente vom Stadium XXII (punktierte Linie), XXXI (rote Linie) und vom ausgewachsenen Tier (ausgezogene schwarze Linie).

Zunge. Vorn fallen die Linien ziemlich zusammen, hinten aber nicht, also muss hinten noch eine Verschmälerung eintreten.

Diese betrifft dann aber nicht das eigentliche Zungengebiet, sondern nur den Unterkiefer selbst, denn die Zunge hat relativ dieselbe Breite, wie die schon ausgewachsene, was im Stadium XXX nicht der Fall war; hier ist auch der hintere Teil des Zungenkörpers noch breit.

Sehr bemerkenswert ist, dass die Zunge nicht so schnell vorwächst wie der Kiefer selbst, die Entfernung der Zunge vom vorderen Kieferrande ist in Stadium XXX z. B. noch viel

grösser, als bei der ausgewachsenen Zunge. Das besagt, dass der Kiefer schneller vorwächst als die Zunge, und wenn er gleichmäfsig zu wachsen anfängt, dann beginnt die Zunge schneller zu wachsen. Zwischen Stadium XXXI und XXXIII wächst der Kiefer besonders schnell, dann aber folgt die Zunge nach, so dass bei der ausgekrochenen Ente die Entfernung der Zungenspitze von der Kieferspitze ungefähr den Verhältnissen dieser Teile des ausgewachsenen Tieres gleich ist.

Die Textfigur 40 zeigt diese Beziehungen, die durch die erwähnte Wachstumsart zu stande kommen, recht deutlich.

Auch das Stadium XXXV zeigt noch, dass der Kiefer im hinteren Abschnitt sich noch verschmälern muss, um die Verhältnisse des erwachsenen Organes zu erreichen.

Dass die ganze Zungenanlage in den ersten Stadien vollkommen platt dem Mundboden anliegt, ist selbstverständlich und aus den Tafelfiguren ohne weiteres ersichtlich. Erst vom Stadium XXVII an beginnt das Wachsen der Zungenanlage über den Mundboden hinaus.

Es ist nach dem oben gesagten sehr einleuchtend, dass dieses Hinauswachsen an der Zungenspitze beginnt; man sieht diese am Stadium XXVII ein klein wenig nach vorn frei hervorragen. Erst in Stadium XXXI fangen auch die seitlichen vorderen Ränder der Zungenanlage an, den angewachsenen Teil zu überragen. Sehr langsam folgen diesem Beispiel die hinteren Teile des Zungenkörpers, erst bei einer ca. 21 Tage alten Ente sind diese Abschnitte etwas über die Unterlage seitlich hervorgewachsen, so dass dann allmählich die Zustände der völlig ausgebildeten Zunge erreicht werden.

Entwickelung des Skelettsystems.

Es muss von vornherein bemerkt werden, dass es nicht im Plane der Arbeit liegt, das gesamte Hyobranchialskelett und den Unterkiefer in absoluter Vollständigkeit organogenetisch zu

verfolgen. Nur die Teile konnten ausführlicher berücksichtigt werden, die Beziehungen zur Zunge und zur Muskulatur haben.

Über die frühesten Stadien können wir schnell hinweggehen, da zuerst die Abgrenzungen der Knorpelanlagen so undeutliche sind, dass man keine genügende Formvorstellung erhalten kann.

Die erste deutliche Vorknorpelanlage des Hyobranchialskelettes findet sich in Stadium XIV als ein unpares längliches Knorpelstückchen, das zwischen dem untersten Ende der medianen Thyreoideaanlage und dem Kehlkopf liegt. Es wird zu dem späteren Kopulastück, von dem gleich weiter die Rede sein wird.

Erst im Stadium XVI kann man eine deutliche Vorstellung von der Gestalt der entstehenden Knorpelbildungen bekommen. Die Textfigur 41 zeigt eine zeichnerische Rekonstruktion des Knorpelskelettes. Die Abgrenzung der vorknorpeligen Stücke hat auch hier noch Schwierigkeit, aber trotzdem bekommt man doch ein verständliches Bild von den Verhältnissen, gerade wenn man Rekonstruktionen auf Glasplatten oder die zeichnerische Isolierung vornimmt. Für solche Fälle sind diese Verfahren bei weitem dem Plattenmodellierverfahren vorzuziehen.

Sämtliche abgebildeten Skelettanlagen befinden sich noch im vorknorpeligen Zustand, jedoch nicht alle gleichmäſsig. Durch besonders dichte Lagerung der Zellen zeichnen sich die im dritten Schlundbogen liegenden Teile aus.

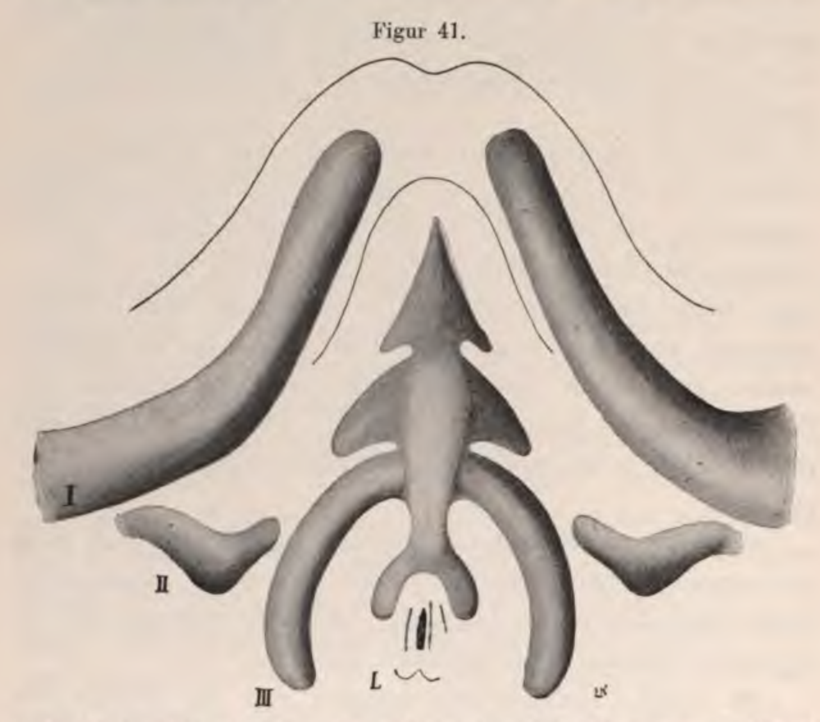
Im ersten Schlundbogen befindet sich die Anlage des Meckelschen Knorpels (I). Sowohl sein orales wie sein aborales Ende ist ganz unscharf begrenzt.

Namentlich gilt das aber für die Portion nach dem Schädel hin, die diffus in das umliegende Blastemgewebe übergeht, mit dem auch der zweite Schlundbogenknorpel zusammenhängt. Auf diese Weise kommt ein Zusammenhang der proximalen Enden

der ersten und zweiten Schlundbogenknorpel zu stande, der aber doch recht unbestimmt ist.

Der zweite Schlundbogenknorpel ist ausserordentlich kurz und liegt deutlich in den noch sehr wohl kenntlichen zweiten Schlundbogenabschnitten. Was besonders auffällt, ist, dass er so wenig weit zur Mittellinie hinreicht; auch in keinem späteren Stadium erreicht er je die medianen Kopulabildungen. Die dritten Knorpel sind mächtig entwickelt und auch recht gut

Figur 41.



Zeichnerische Rekonstruktion des vorknorpeligen Skelettsystems des Mundbodens von der Ente, Stadium XVI. I, II, III, die in den entsprechenden Schlundbogen gelegenen Skelettstücke; gesehen von der Mundhöhle aus. Die Konturen des Unterkieferrandes und der Zungenanlage sind angegeben. Die genauere Beschreibung siehe im Text. L = Gegend des Kehlkopfeinganges. Die Originalzeichnung wurde bei ca. 50 facher Vergrösserung ausgeführt. Zur Reproduktion wurde die Abbildung so verkleinert, dass die Vergrösserung nun eine ca. 35 fache ist.

abgrenzbar, sie bestehen aus sehr dicht gedrängt stehenden Zellanhäufungen (cf. Textfigur 42) und reichen an die nun zu erwähnenden Kopulabildungen heran.

An der Copula kann man zunächst ein Stück unterscheiden, das aus einer ziemlich mächtigen Vorknorpelmasse besteht, an deren mittlerem Teil sich die dritten Schlundbogenknorpel ansetzen. Von diesen ist die Copula selbst deutlich unterschieden, da sie weniger dicht liegende Zellen enthält. An der Textfigur hebt sich dieses gewölbte und oralwärts keulenförmig verdickte Stück sehr deutlich ab. Nach dem Kehlkopf zu erstreckt sich die dünne Seite der Bildung und geht dort in verdichtetes Gewebe über, das mit dem am Kehlkopfeingang liegenden und weiter aboralwärts die Trachea umgebenden vorknorpeligen Blastem zusammenhängt.

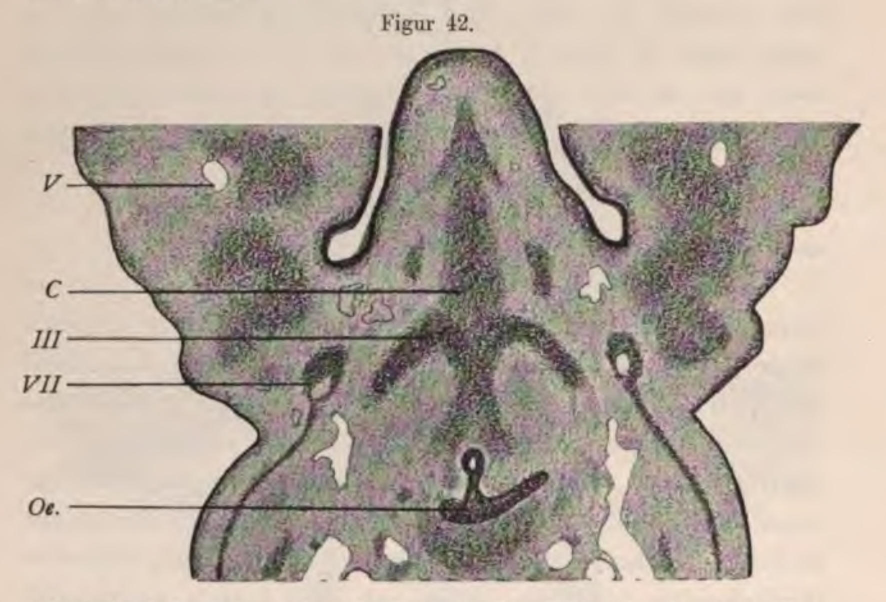
Hier sind also genau dieselben Verhältnisse vorhanden, wie sie bei Reptilien beschrieben wurden.

Das vordere verdickte Ende der Copula hat, wie die Abbildung zeigt, eine ziemlich weit in die Zungenanlage hineinragende Spitze, die der Form nach Ähnlichkeit hat mit den bekannten prähistorischen Feuersteinpfeilspitzen. Diese Bildung besitzt also eine mediane Spitze und zwei seitliche Zacken; jedoch besteht sie aus nicht sehr scharf von dem umgebenden Bindegewebe getrenntem Gewebe, und ist wesentlich dünner (in dorso-ventraler Richtung gemessen) als die übrige Copula. Von ganz ähnlicher Beschaffenheit sind die seitlich an der Copula ansitzenden flügelförmigen Bildungen, die sich aboralwärts an die Spitze anschliessen. Nur sind sie noch weniger deutlich von der Umgebung abgrenzbar. An die Seitenteile der vordersten Spitze kommen die oralen Enden der Hypoglossusmuskulatur dicht heran, an die hinteren seitlichen Flügel nähern sich die medialen Teile der Glossopharyngeusmuskulatur. Während man bei der ersteren von einer Art von Insertion der Muskelfasern reden konnte, ist dies bei der zweiten doch nicht der Fall, da das

eigentliche Muskelblastem nicht nahe genug an die knorpelige Bildung herankommt.

Wie man aus der Abbildung (Textfigur 41) erkennen kann, weisen die seitlichen Flügel am kolbig verdickten Teile der Copula nach den Enden der zweiten Schlundknorpel hin, und es macht ganz den Eindruck, als wären sie die medial-kopularen Enden dieser Knorpel; einen direkten Zusammenhang vorknorpeliger Natur habe ich aber auf den untersuchten Stadien nie finden können.

Figur 42.



Schnitt durch die Zungenanlage der Ente, Stadium XVI. C = Copula des Hyobranchialskelettes mit Entoglossumfortsatz, an dem die Pfeilspitzenbildung zu sehen ist. S. 409. III = dritter Schlundbogenknorpel. VII = Facialismuskulatur. V = Trigeminusmuskulatur. Vergrösserung 30 fach.

In einer Reihe etwas älterer Stadien verändern sich diese geschilderten Bildungen gar nicht wesentlich. Ich habe noch mehrere Rekonstruktionen angefertigt, da diese aber so gut wie gar keine wesentlichen Veränderungen zeigen, verzichte ich auf die eingehendere Darstellung.

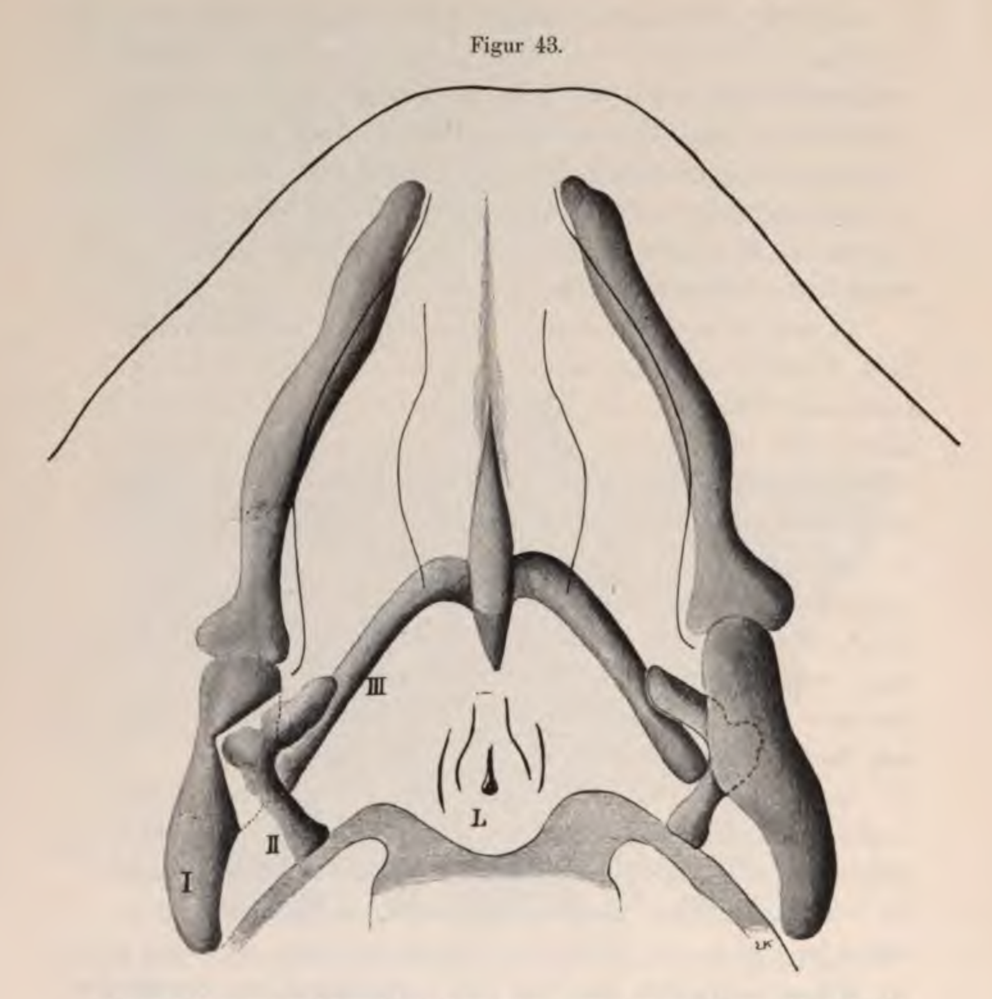
In dem in der Textfigur 43 abgebildeten Stadium ist zunächst entsprechend den oben auseinandergesetzten Wachstumsbedingungen zu sehen, dass die Knorpel des ersten Bogens hinten sich gegenseitig bedeutend genähert haben, während die des dritten auseinandergebogen sind. Auch jetzt noch bestehen die meisten Teile aus Vorknorpel, nur der mediane Teil der Copula besteht aus hyalinen Knorpel, da dort schon eine geringe Masse von Grundsubstanz gebildet ist.

In dem Skelett des ersten Schlundbogens ist eine wesentliche Veränderung eingetreten, da man jetzt schon in dem proximalen Abschnitt eine deutliche Abgrenzung erkennen kann, sodass sich die Konturen gut wiedergeben lassen. Ausserdem sieht man, dass es aus zwei Teilen besteht, einem kleineren proximalen und einem grösseren distalen. Das kleinere Stück ist das Quadratum, während das grössere der Knorpel des Unterkiefers ist. Da wo der Unterkieferknorpel an das Quadratum stösst, ist auch lateral schon ein Fortsatz bemerkbar, der später stark weiter wächst. Das Quadratum hat noch eine sehr gedrungene Gestalt und nähert sich mit seinem aboralen Ende sehr der Schädelbasis, erreicht diese aber noch nicht.

Sehr beträchtlich hat sich auch der Knorpel des zweiten Bogens verändert, der schon die Formen des aus ihm hervorgehenden Skelettstückes der Columella erkennen lässt, zumal da sein aboral, aber medial gelegenes Ende plattenförmig gestaltet ist und in der Wand der Gehörkapsel liegt, wie auch in der Figur angegeben ist. Mit dem Quadratum ist er noch durch Bindegewebe verbunden. Er besteht aus zwei Schenkeln, die etwa im rechten Winkel zusammenstossen. Der Winkel ist medianwärts geöffnet, die Spitze des Winkels sieht nach dem Quadratum hin.

Die dritten Schlundbogenknorpel sind länger und verhältnismäfsig schmaler geworden. Ihre Achsen divergieren stärker, sie liegen noch immer in den dem dritten Schlundbogen zugehörigen Teilen.

Figur 43.



Rekonstruktion der Knorpel des Mundbodens etc. von der Ente, Stadium XXI, von der Mundhöhle aus betrachtet. Die Konturen des Kieferrandes und der Zungenanlage sind angegeben. I. Erster Schlundbogenknorpel, an dem die Gliederung von Unterkieferknorpel und Quadratum zu erkennen ist. II. Zweiter Schlundbogenknorpel (Columella). III. Dritter Schlundbogenknorpel, die an der nicht besonders bezeichneten Copula angeheftet sind. Hinten ist schematisch die knorpelige Schädelbasis mit der Ohrkapsel angegeben. L = Kehlkopf. Vergrösserung der Originalzeichnung ca. 40 fach. Zur Reproduktion um nicht ganz 1/4 verkleinert.

Die Copula, an der die dritten Schlundbogen angeheftet sind, ist verhältnismäfsig schmaler geworden; aboral von der Anheftungsstelle der dritten Schlundknorpel erstreckt sich zum Kehlkopf hin ein ziemlich langer Stab. Er kommt in seiner wirklichen Längenausdehnung auf der Abbildung nicht voll zur Geltung, da er bei dieser Ansicht von oben wegen seines absteigenden Verlaufes etwas verkürzt erscheint. Dieser Stiel endet am Kehlkopf zugespitzt; jene vorhin geschilderten Verbreiterungen sind nicht mehr vorhanden, jedoch findet man jetzt und auch in späteren Stadien, wie die Textfiguren 51 und 52 beweisen, ein Band von der aboralen Seite des Knorpels zu den Kehlkopfknorpeln ziehen, das wohl mit der vorher geschilderten Verbindung zusammenhängen kann.

Oralwärts endet die Copula auch in einer Spitze. An diese setzt sich ein bindegewebiger medianer Streifen an, der auch in der Abbildung wiedergegeben ist, der zweifellos ein Rest der im vorigen Stadium auf dem kolbigen Ende aufsitzenden Bildungen ist. Aber nur ganz undeutlich ist an diesem Streifen, da wo die Hypoglossusmuskulatur endet, jederseits ein kleiner Bindegewebszipfel zu erkennen, der zweifellos ein Rest jener vorher beschriebenen Bildungen ist.

Ganz wenig weiter gebildet ist das in der Textfigur 44 abgebildete Stadium, jedoch sind einige Punkte erwähnenswert.

Die Trennung zwischen dem Meckelschen Knorpel und dem Quadratum ist sehr viel deutlicher geworden. Der Fortsatz des Unterkieferknorpels ist hervorragender und auch das Quadratum ist in der Form charakteristischer geworden.

Der Knorpel des zweiten Schlundbogens hat im wesentlichen noch dieselbe Gestalt, nur ist sein distaler Schenkel von etwas geschlängeltem Verlauf. Noch besteht die bindegewebige Anheftung an dem Quadratum. An der Lage der Spitze des Winkels, der von seinen beiden Schenkeln gebildet wird, sieht

grösser, als bei der ausgewachsenen Zunge. Das besagt, dass der Kiefer schneller vorwächst als die Zunge, und wenn er gleichmäfsig zu wachsen anfängt, dann beginnt die Zunge schneller zu wachsen. Zwischen Stadium XXXI und XXXIII wächst der Kiefer besonders schnell, dann aber folgt die Zunge nach, so dass bei der ausgekrochenen Ente die Entfernung der Zungenspitze von der Kieferspitze ungefähr den Verhältnissen dieser Teile des ausgewachsenen Tieres gleich ist.

Die Textfigur 40 zeigt diese Beziehungen, die durch die erwähnte Wachstumsart zu stande kommen, recht deutlich.

Auch das Stadium XXXV zeigt noch, dass der Kiefer im hinteren Abschnitt sich noch verschmälern muss, um die Verhältnisse des erwachsenen Organes zu erreichen.

Dass die ganze Zungenanlage in den ersten Stadien vollkommen platt dem Mundboden anliegt, ist selbstverständlich und aus den Tafelfiguren ohne weiteres ersichtlich. Erst vom Stadium XXVII an beginnt das Wachsen der Zungenanlage über den Mundboden hinaus.

Es ist nach dem oben gesagten sehr einleuchtend, dass dieses Hinauswachsen an der Zungenspitze beginnt; man sieht diese am Stadium XXVII ein klein wenig nach vorn frei hervorragen. Erst in Stadium XXXI fangen auch die seitlichen vorderen Ränder der Zungenanlage an, den angewachsenen Teil zu überragen. Sehr langsam folgen diesem Beispiel die hinteren Teile des Zungenkörpers, erst bei einer ca. 21 Tage alten Ente sind diese Abschnitte etwas über die Unterlage seitlich hervorgewachsen, so dass dann allmählich die Zustände der völlig ausgebildeten Zunge erreicht werden.

Entwickelung des Skelettsystems.

Es muss von vornherein bemerkt werden, dass es nicht im Plane der Arbeit liegt, das gesamte Hyobranchialskelett und den Unterkiefer in absoluter Vollständigkeit organogenetisch zu

verfolgen. Nur die Teile konnten ausführlicher berücksichtigt werden, die Beziehungen zur Zunge und zur Muskulatur haben.

Über die frühesten Stadien können wir schnell hinweggehen, da zuerst die Abgrenzungen der Knorpelanlagen so undeutliche sind, dass man keine genügende Formvorstellung erhalten kann.

Die erste deutliche Vorknorpelanlage des Hyobranchialskelettes findet sich in Stadium XIV als ein unpares längliches Knorpelstückchen, das zwischen dem untersten Ende der medianen Thyreoideaanlage und dem Kehlkopf liegt. Es wird zu dem späteren Kopulastück, von dem gleich weiter die Rede sein wird.

Erst im Stadium XVI kann man eine deutliche Vorstellung von der Gestalt der entstehenden Knorpelbildungen bekommen. Die Textfigur 41 zeigt eine zeichnerische Rekonstruktion des Knorpelskelettes. Die Abgrenzung der vorknorpeligen Stücke hat auch hier noch Schwierigkeit, aber trotzdem bekommt man doch ein verständliches Bild von den Verhältnissen, gerade wenn man Rekonstruktionen auf Glasplatten oder die zeichnerische Isolierung vornimmt. Für solche Fälle sind diese Verfahren bei weitem dem Plattenmodellierverfahren vorzuziehen.

Sämtliche abgebildeten Skelettanlagen befinden sich noch im vorknorpeligen Zustand, jedoch nicht alle gleichmäfsig. Durch besonders dichte Lagerung der Zellen zeichnen sich die im dritten Schlundbogen liegenden Teile aus.

Im ersten Schlundbogen befindet sich die Anlage des Meckelschen Knorpels (I). Sowohl sein orales wie sein aborales Ende ist ganz unscharf begrenzt.

Namentlich gilt das aber für die Portion nach dem Schädel hin, die diffus in das umliegende Blastemgewebe übergeht, mit dem auch der zweite Schlundbogenknorpel zusammenhängt. Auf diese Weise kommt ein Zusammenhang der proximalen Enden

grösser, als bei der ausgewachsenen Zunge. Das besagt, dass der Kiefer schneller vorwächst als die Zunge, und wenn er gleichmäfsig zu wachsen anfängt, dann beginnt die Zunge schneller zu wachsen. Zwischen Stadium XXXI und XXXIII wächst der Kiefer besonders schnell, dann aber folgt die Zunge nach, so dass bei der ausgekrochenen Ente die Entfernung der Zungenspitze von der Kieferspitze ungefähr den Verhältnissen dieser Teile des ausgewachsenen Tieres gleich ist.

Die Textfigur 40 zeigt diese Beziehungen, die durch die erwähnte Wachstumsart zu stande kommen, recht deutlich.

Auch das Stadium XXXV zeigt noch, dass der Kiefer im hinteren Abschnitt sich noch verschmälern muss, um die Verhältnisse des erwachsenen Organes zu erreichen.

Dass die ganze Zungenanlage in den ersten Stadien vollkommen platt dem Mundboden anliegt, ist selbstverständlich und aus den Tafelfiguren ohne weiteres ersichtlich. Erst vom Stadium XXVII an beginnt das Wachsen der Zungenanlage über den Mundboden hinaus.

Es ist nach dem oben gesagten sehr einleuchtend, dass dieses Hinauswachsen an der Zungenspitze beginnt; man sieht diese am Stadium XXVII ein klein wenig nach vorn frei hervorragen. Erst in Stadium XXXI fangen auch die seitlichen vorderen Ränder der Zungenanlage an, den angewachsenen Teil zu überragen. Sehr langsam folgen diesem Beispiel die hinteren Teile des Zungenkörpers, erst bei einer ca. 21 Tage alten Ente sind diese Abschnitte etwas über die Unterlage seitlich hervorgewachsen, so dass dann allmählich die Zustände der völlig ausgebildeten Zunge erreicht werden.

Entwickelung des Skelettsystems.

Es muss von vornherein bemerkt werden, dass es nicht im Plane der Arbeit liegt, das gesamte Hyobranchialskelett und den Unterkiefer in absoluter Vollständigkeit organogenetisch zu

verfolgen. Nur die Teile konnten ausführlicher berücksichtigt werden, die Beziehungen zur Zunge und zur Muskulatur haben.

Über die frühesten Stadien können wir schnell hinweggehen, da zuerst die Abgrenzungen der Knorpelanlagen so undeutliche sind, dass man keine genügende Formvorstellung erhalten kann.

Die erste deutliche Vorknorpelanlage des Hyobranchialskelettes findet sich in Stadium XIV als ein unpares längliches Knorpelstückchen, das zwischen dem untersten Ende der medianen Thyreoideaanlage und dem Kehlkopf liegt. Es wird zu dem späteren Kopulastück, von dem gleich weiter die Rede sein wird.

Erst im Stadium XVI kann man eine deutliche Vorstellung von der Gestalt der entstehenden Knorpelbildungen bekommen. Die Textfigur 41 zeigt eine zeichnerische Rekonstruktion des Knorpelskelettes. Die Abgrenzung der vorknorpeligen Stücke hat auch hier noch Schwierigkeit, aber trotzdem bekommt man doch ein verständliches Bild von den Verhältnissen, gerade wenn man Rekonstruktionen auf Glasplatten oder die zeichnerische Isolierung vornimmt. Für solche Fälle sind diese Verfahren bei weitem dem Plattenmodellierverfahren vorzuziehen.

Sämtliche abgebildeten Skelettanlagen befinden sich noch im vorknorpeligen Zustand, jedoch nicht alle gleichmäſsig. Durch besonders dichte Lagerung der Zellen zeichnen sich die im dritten Schlundbogen liegenden Teile aus.

Im ersten Schlundbogen befindet sich die Anlage des Meckelschen Knorpels (I). Sowohl sein orales wie sein aborales Ende ist ganz unscharf begrenzt.

Namentlich gilt das aber für die Portion nach dem Schädel hin, die diffus in das umliegende Blastemgewebe übergeht, mit dem auch der zweite Schlundbogenknorpel zusammenhängt. Auf diese Weise kommt ein Zusammenhang der proximalen Enden

Copula liegen und diese im hinteren Teile überragen. Während diese Teile vorn fast zusammenhängen, sind sie im grössten mittleren Teil getrennt voneinander und liegen dorsal von der medianen Kopulaspitze. Im hinteren Abschnitt vereinen sie sich fast vollständig und greifen auch noch auf die laterale Seite dieser Spitze herum, wie es in der Textfigur angegeben ist. An der ventralen Seite dieser vorknorpeligen Bildungen sind die Muskeln k und l (siehe später) befestigt.

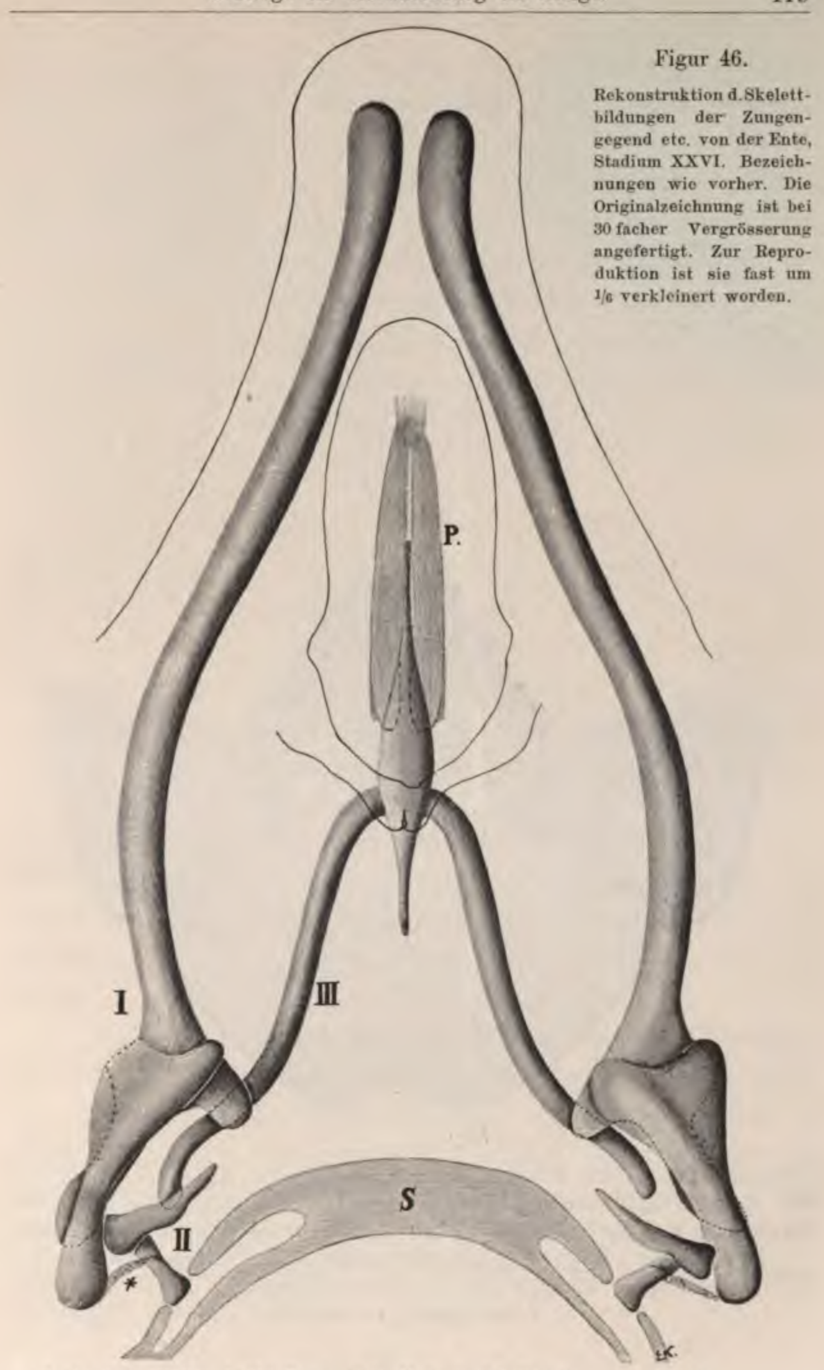
In der Literatur ist die Copula von dem Ansatz des dritten Schlundbogens nach vorn als Basihyale bezeichnet und diese eben beschriebene paarige Bildung als Entoglossum. Wir wollen diese Namen nicht weiter gebrauchen, sondern den oralen Fortsatz der Copula als Entoglossum resp. Proc. entoglossal. und das Entoglossum als Paraglossale bezeichnen; in dem vergleichenden Abschnitt werden die Knorpel auf ihre Phylogenie hin untersucht werden und dort wird die Begründung der Namen gegeben werden.

In dem Stadium, das in der Textfigur 46 abgebildet ist, ist von den Derivaten der ersten Schlundbogenknorpel nichts besonderes zu sagen.

Natürlich sind die Unterkieferknorpel, die von den Anlagen der Belegknochen umgeben sind, stärker gewachsen. Ihre vorderen leicht kolbig verdickten Enden sind einander näher gekommen und stossen in einem spitzeren Winkel als vorher zusammen.

Das Quadratum ist schlanker geworden und artikuliert mit der Schädelbasis; dies ist jedoch auf der Abbildung nicht dargestellt.

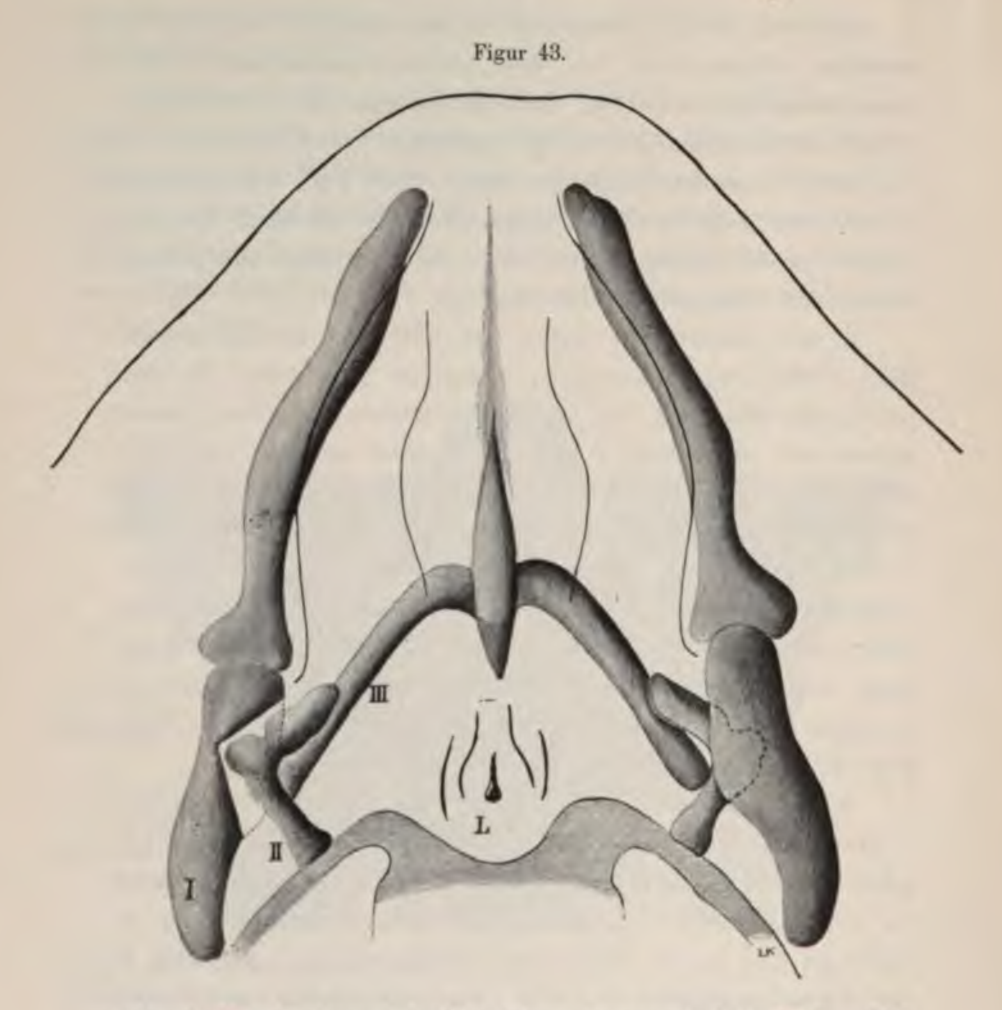
Auch von dem zweiten Schlundbogen ist nichts besonderes zu sagen. Das ganze Gebilde ist verhältnismäfsig kleiner, die einzelnen Teile sind schlanker geworden, noch immer besteht der bindegewebige Strang, der den aboralen Fortsatz mit dem Quadratum verbindet (bei * in der Abbildung).



Figur 46.

Rekonstruktion d. Skelettbildungen der Zungengegend etc. von der Ente, Stadium XXVI. Bezeichnungen wie vorher. Die Originalzeichnung ist bei 30 facher Vergrösserung angefertigt. Zur Reproduktion ist sie fast um $1/6$ verkleinert worden.

Figur 43.



Rekonstruktion der Knorpel des Mundbodens etc. von der Ente, Stadium XXI, von der Mundhöhle aus betrachtet. Die Konturen des Kieferrandes und der Zungenanlage sind angegeben. I. Erster Schlundbogenknorpel, an dem die Gliederung von Unterkieferknorpel und Quadratum zu erkennen ist. II. Zweiter Schlundbogenknorpel (Columella). III. Dritter Schlundbogenknorpel, die an der nicht besonders bezeichneten Copula angeheftet sind. Hinten ist schematisch die knorpelige Schädelbasis mit der Ohrkapsel angegeben. L = Kehlkopf. Vergrösserung der Originalzeichnung ca. 40fach. Zur Reproduktion um nicht ganz $^1/_4$ verkleinert.

hin. Seine Lage wird an der Zeichnung der Textfigur 51 deutlich, die einen Medianschnitt der Zungengegend darstellt. Das Entoglossum ist unverändert.

Dagegen ist die paarige Anlage des Paraglossale (P) länger und wie die Querschnitte ergeben, auch dicker geworden. Vorn hängen die beiden Anlagen durch Bindegewebe miteinander zusammen und auch hinten ist der Zusammenhang ausgedehnter und inniger. Die beiden immer noch aus Vorknorpel bestehenden Stücke sind so zu einander gelagert, dass sie mit ihren medialen Seiten dachförmig aneinander gelehnt sind; in die so gebildete Rinne, die ventralwärts schaut, lagert sich das knorpelige Entoglossum hinein.

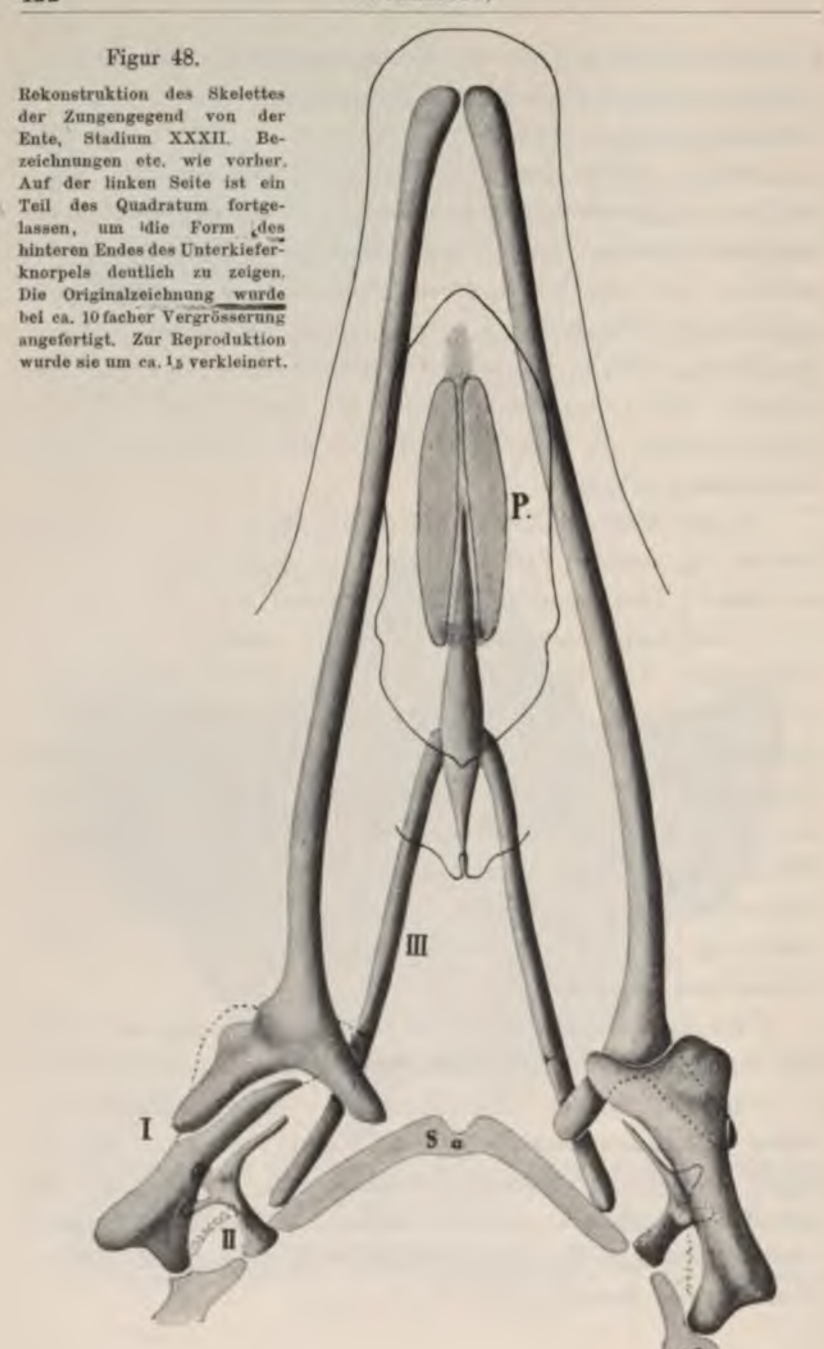
In dem Stadium XXXII (Textfigur 48) ist der Unterkieferknorpel in seinem Verlaufe sehr viel gestreckter geworden als bisher. Die vorderen Enden berühren sich fast, sie sind aber nicht mehr nach aussen, sondern vielmehr nach innen umgebogen. Ihre hinteren Enden, die noch die drei Fortsätze erkennen lassen, sind ebenfalls einander stärker genähert. Die Quadratknorpel sind in ihrer Form und ihrer Lage fast ganz unverändert und so ist die Stellung der Unterkieferknorpel zu dem Quadratum eine andere geworden. Der nach aussen offene Winkel, in dem das hintere Ende des Unterkiefers mit dem Quadratum zusammenkommt, ist grösser geworden. In dieser Abbildung ist auch die Verbindung des Quadratum mit der Schädelbasis dargestellt.

Über die Columellabildung ist nur zu sagen, dass der Strang von Bindegewebe von ihr zum Quadratum immer noch besteht.

Auch die dritten Schlundknorpel — Zungenbeinhörner — bilden zusammen einen spitzeren Winkel, zugleich sind sie länger geworden. Ausserdem bemerkt man, dass sie nun aus zwei Teilen bestehen. An dem in der Figur markierten Strich scheidet eine Lage Bindegewebe einen vorderen von dem hinteren Abschnitt des Hornes.

Figur 48.

Rekonstruktion des Skelettes der Zungengegend von der Ente, Stadium XXXII. Bezeichnungen etc. wie vorher. Auf der linken Seite ist ein Teil des Quadratum fortgelassen, um die Form des hinteren Endes des Unterkieferknorpels deutlich zu zeigen. Die Originalzeichnung wurde bei ca. 10facher Vergrösserung angefertigt. Zur Reproduktion wurde sie um ca. 1/5 verkleinert.



Während die Copula in allen ihren Teilen kaum eine Veränderung aufweist, ist die Anlage des Paraglossum breiter geworden und etwas mehr nach vorn verschoben, weist aber sonst keine Veränderungen auf.

Sehr wesentlich sind die Fortschritte, die die Textfigur 49 zeigt. An den Unterkieferknorpeln fällt ihre grosse Schlankheit auf, die sicher schon mit ihrer allmählichen Rückbildung zusammenhängt, denn die Belegknochen haben sehr wesentlich an Stärke zugenommen. Durch diese sind sie auch vorn weiter auseinander gedrängt worden, im Vergleich zu dem letzten Stadium.

Dagegen ist der hintere Teil, der die drei Fortsätze aufweist, unförmig verdickt. Lateral neben dem Knorpelbogen liegt jederseits ein neu auftretender Knorpel, der auf der Figur mit c bezeichnet ist (Coronoid).

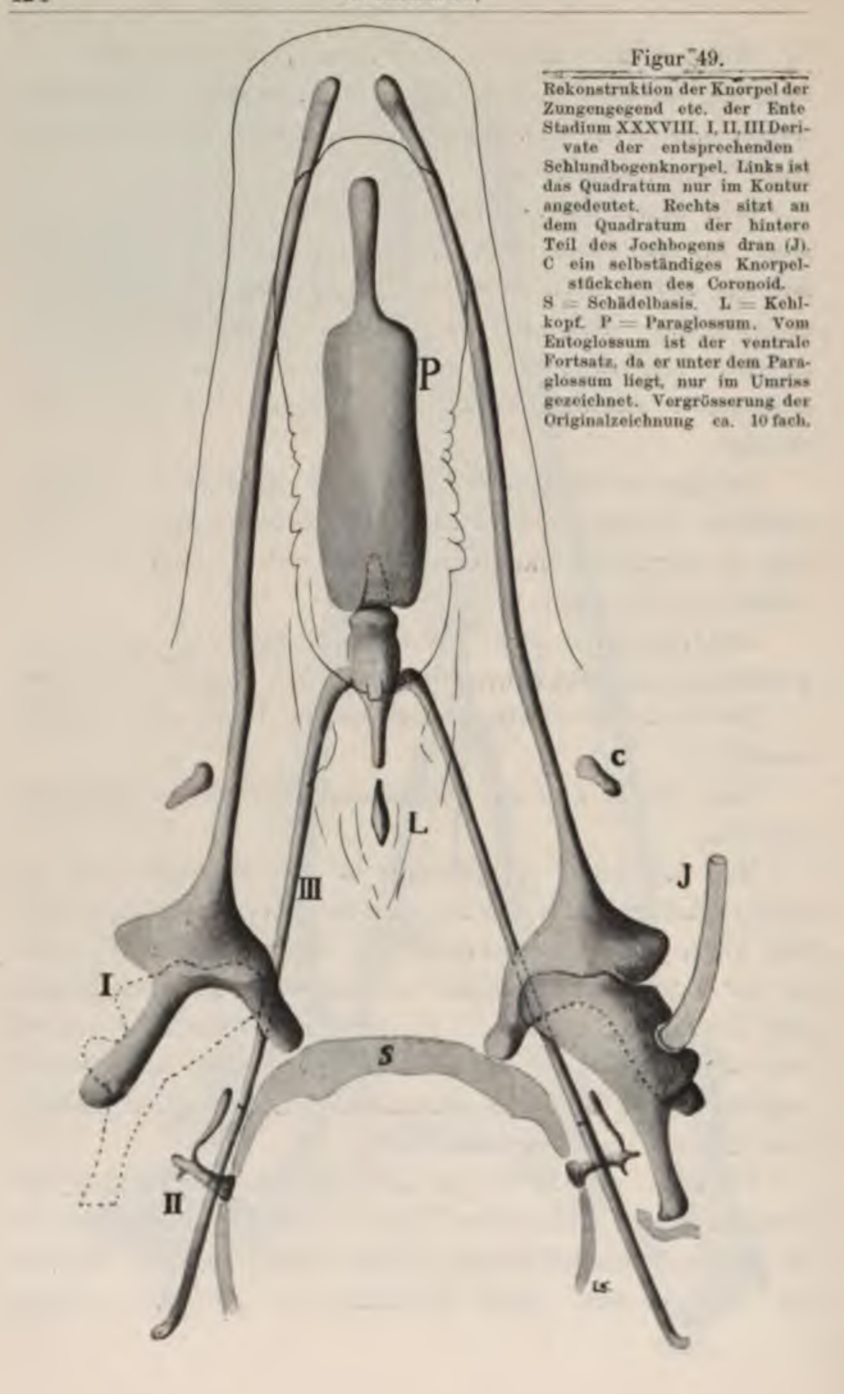
Das Quadratum ist in seinem proximalen Teil, mit dem es gelenkig mit der Schädelbasis verbunden ist, schlanker geworden.

Die Form der Columella ist aus der Figur ohne weiteres ersichtlich.

Ganz enorm sind die Zungenbeinhörner in die Länge gewachsen.

Ihre vollständige Ausdehnung ist aus der Figur noch gar nicht einmal ersichtlich, da sie stark nach oben umgebogen sind. Ihre Teilung in zwei Abschnitte ist ebenfalls markiert. Auch an der Lage des Teilstriches ist die Wachstumsverschiebung sehr deutlich zu erkennen. In dem oralen Abschnitt beginnt jetzt die enchondrale Verknöcherung. Diese hat ihren Anfang ungefähr in der Mitte des Abschnittes genommen und schreitet von dort oral und aboralwärts fort.

Die Lage der Copula hat sich, wie die Vergleichung der Textfiguren gut demonstriert, nicht verändert. Die Stelle, wo die beiden Zungenbeinhörner an der Copula ansetzen, hat sich seit dem Stadium XXVI überhaupt so gut wie garnicht



Figur 49.

Rekonstruktion der Knorpel der Zungengegend etc. der Ente Stadium XXXVIII. I, II, III Derivate der entsprechenden Schlundbogenknorpel. Links ist das Quadratum nur im Kontur angedeutet. Rechts sitzt an dem Quadratum der hintere Teil des Jochbogens dran (J). C ein selbständiges Knorpelstückchen des Coronoid. S = Schädelbasis. L = Kehlkopf. P = Paraglossum. Vom Entoglossum ist der ventrale Fortsatz, da er unter dem Paraglossum liegt, nur im Umriss gezeichnet. Vergrösserung der Originalzeichnung ca. 10 fach.

verändert. Immer befindet sich dort der hintere Rand der eigentlichen Zunge. Es macht also ganz den Eindruck, als wenn sich hier ein fixer Punkt befände, von dem aus nach vorn und nach hinten das Wachstum fortschreitet.

Das Urohyale ist durchaus nicht verändert, dagegen hat das Entoglossum wesentlich andere Gestalt bekommen. Es ragt jetzt bei weitem nicht mehr so stark nach vorn in die Zunge hinein, wie früher, und besitzt auch nicht die schlanke zugespitzte Gestalt. Es ist gedrungen, kurz und läuft vorn in zwei kurze Spitzen aus, die in dorsoventraler Richtung über einander liegen.

Die dorsale Spitze ist ganz stumpf, die ventrale ist mehr zugespitzt; an Medianschnitten kommt diese Form sehr deutlich zur Anschauung (cf. Textfigur 51 u. 52).

Die Fläche zwischen den beiden Spitzen ist nun zu einer Gelenkfläche geworden, die in die entsprechende Gelenkfläche des Paraglossum hineinpasst, von dessen Umgestaltung gleich die Rede sein wird. Man muss annehmen, dass die ventrale Spitze die ursprüngliche schlanke Spitze des Entoglossum ist, nur ist sie stark reduziert worden durch die enorme Bildung des Paraglossum. Die dorsale Spitze ist nur durch die Anlagerung und Ausbildung der Gelenkfläche des Paraglossum entstanden.

Dieses hat nun eine wesentlich andere Form erhalten, die sich aber sehr gut von der bisher beobachteten Bildung ableiten lässt.

Es besteht aus einer breiten Platte, die vorn stark gewölbt ist; diese Wölbung ragt dorsalwärts namentlich vorn stark hervor.

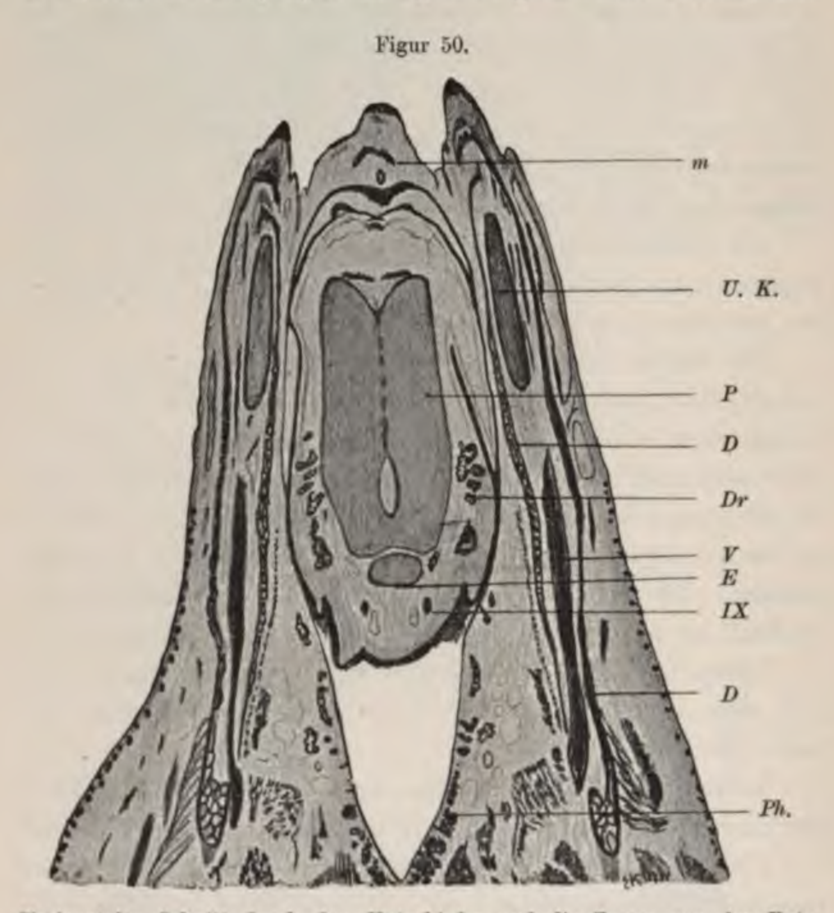
Die ventrale Seite besitzt eine hohle Rinne, die an der Grenze zwischen mittlerem und hinterem Drittel besonders vertieft ist. Am hinteren Rande liegt die ausgeschweifte Gelenkfläche, die mit der des Entoglossum artikuliert.

Vorn setzt sich die Bildung in einen langen schlanken Fortsatz fort, der fast bis zur Spitze der Zunge reicht. Das ganze Paraglossum besteht aus hyalinem Knorpel, der in der

breiten Platte ebenso wie die Copula schon vaskularisiert ist, womit sich die bald beginnende Verknöcherung einleitet.

Die Entstehung dieser Knorpelbildung aus den vorher geschilderten vorknorpeligen Anlagen ist ganz leicht verständlich.

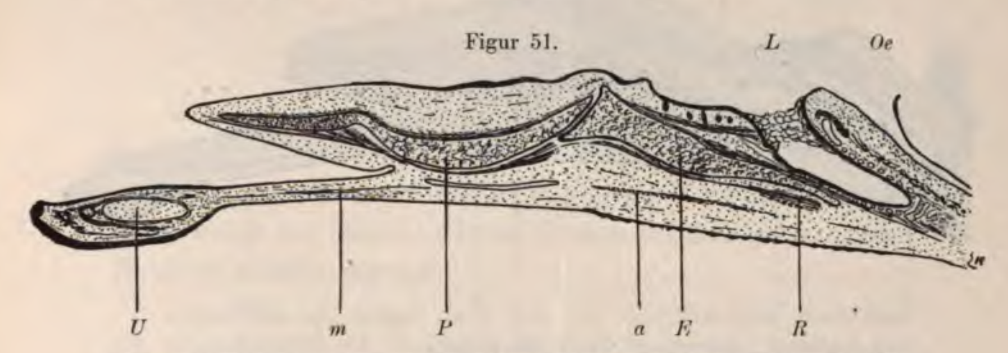
Figur 50.



Horizontaler Schnitt durch den Unterkiefer und die Zunge von der Ente, Stadium XXXVIII. Zur Demonstration der fast verschmolzenen Paraglossalia (P), die im hinteren Abschnitt durch ein Loch getrennt sind, vorn eine Art Raphe erkennen lassen und hinten ganz verschmolzen sind. Dahinter liegt das angeschnittene Entoglossum (E). Im Zungenrande Drüsen (Dr), ebenso in der hinteren Pharynxwand (Ph). M = Musculus mylohyoideus. U. K. Knorpel des Unterkiefers, auf beiden Seiten nur angeschnitten. D = Belegknochen. V = Trigeminus. IX = Glossopharyngeus. Vergrösserung ca. 9mal.

In den paarigen Bildungen, die vorher mehrfach geschildert waren, hat sich hyaliner Knorpel angelegt. Die Knorpelmassen sind am oralen und aboralen Ende, wo sie ja schon immer vorknorpeligen Zusammenhang hatten, bald vereinigt worden. Da wo die ventrale Rinne am tiefsten ist, bestand zunächst ein Loch, das aber durch fortschreitende Verknorpelung allmählich verschlossen ist. Es ist interessant, dass eine ganze Reihe von Vögeln dauernd dieses Loch besitzen, bei ihnen kommt es also nicht zu der vollständigen Vereinigung der Knorpelkerne. Am vorderen Ende schreitet die Verknorpelung allmählich in dem Gewebe, das die paarigen Anlagen von vornherein vereinte, fort, und so wird der unpare zungenförmige Fortsatz gebildet. Den Prozess der Verknöcherung des Entoglossum und des Paraglossum konnte ich leider an Präparaten nicht mehr verfolgen, da ich nicht genügend alte Enten erhalten konnte.

Figur 51.

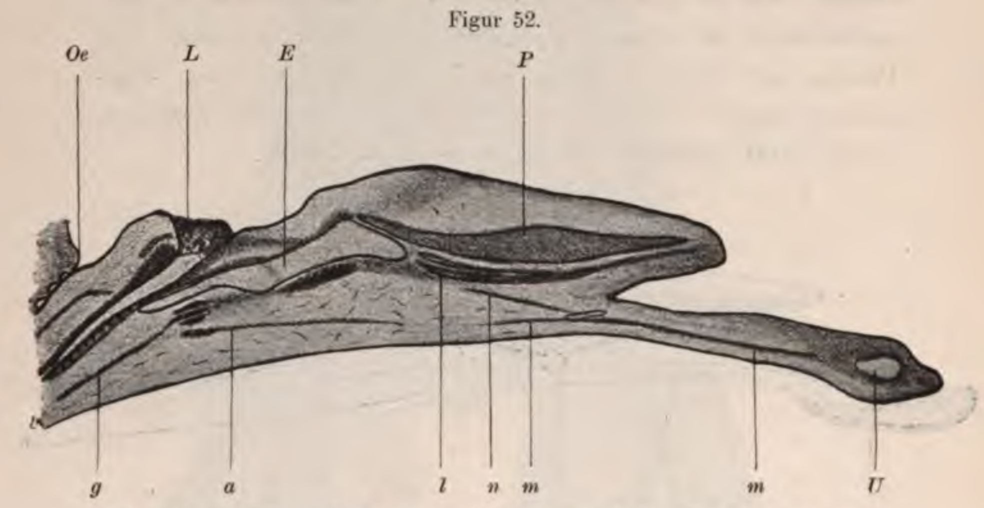


Längsschnitt durch die Zunge und den Mundboden von der Ente, Stadium XXXIV. Aus zwei Schnitten kombiniert. Vergrösserung ca. 10fach.

E = Entoglossum, von dem ein bandförmiger Strang zum Kehlkopf führt.
P = Paraglossale, mit dem Entoglossum gelenkig verbunden. Der vorderste Teil des Paragl. enthält den unpaaren medianen Fortsatz, der noch jüngeren Knorpel besitzt.
U = Meckelscher Knorpel.
m = M. geniohyoideus.
a = M. mylohyoideus.
R = Raphe für den M. hyomandibularis etc.
L = Kehlkopfeingang. Epithelverstopfung fast gelöst.
Oe = Oesophagus.

Das fertige Zungenbein der Ente ist an der Textfigur 73 und der Tafelfigur 26 der Form nach gut zu erkennen. In ihm sind die oralen Teile der Zungenbeinhörner vollständig verknöchert und gelenkig mit dem Basihyale verbunden. Die aboralen Enden der Hörner bleiben dauernd knorplig. Das Basihyale, das schlanker geworden ist, als in der Textfigur 49, ist ebenso wie das Urohyale vollständig knöchern. Beide bilden einen zusammenhängenden Stab. An dem Basihyale sitzt vorn das Os entoglossum, mit dem es gelenkig verbunden ist. Es besitzt auch jetzt noch den dorsalen und ventralen

Figur 52.



Fast medianer Längsschnitt durch die Zunge und den Mundboden von der Ente, Stadium XXXIII. Kombination von zwei Schnitten. Fast 15fache Vergrösserung.

P = Paraglossale.
E = Entoglossum, der hintere leicht abgesetzte Teil ist das Urohyale.
L = Larynxeingang, epithelial verschlossen.
Oe = Oesophagus, epithelial verschl.
b = Meckelscher Knorpel.
m = M. geniohyoideus.
n = M. genioglossus.
l = M. hypoglossus anterior.
a = M. mylohyoideus.
g = M. tracheo-laryngo-hyoideus.

vorderen Fortsatz und auch jetzt noch ist der ventrale Fortsatz der längere.

Das Gelenk ist ein typisches Sattelgelenk. Die Exkursionsebenen für das Entoglossum sind die Horizontal- und die Vertikalebene.

Das Os entoglossum ist relativ bedeutend schlanker geworden, zeigt immer noch die auf der ventralen Seite befindliche Rinne. Vorn sitzt auf dem Knochen der zungenförmige Fortsatz auf, der stets knorpelig bleibt, niemals verknöchert; er reicht fast bis zur Spitze der Zunge.

Die sehr mannigfachen Formen des Zungenbeines bei den verschiedenen Klassen der Vögel lassen sich vollständig auf die hier geschilderten Prinzipien der Entwickelung zurückführen und so von einem primitiven Zustand ableiten (s. u.)

Entwickelung der Muskulatur.

Was die erste Anlage der Hyperglossusmuskulatur bei der Ente anlangt, so habe ich über die allerfrüheste Entwickelung wegen geringen Materials und der Schwierigkeit der Entscheiduug dieser Frage bei höheren Tieren überhaupt keine ganz sicheren Resultate erhalten können.

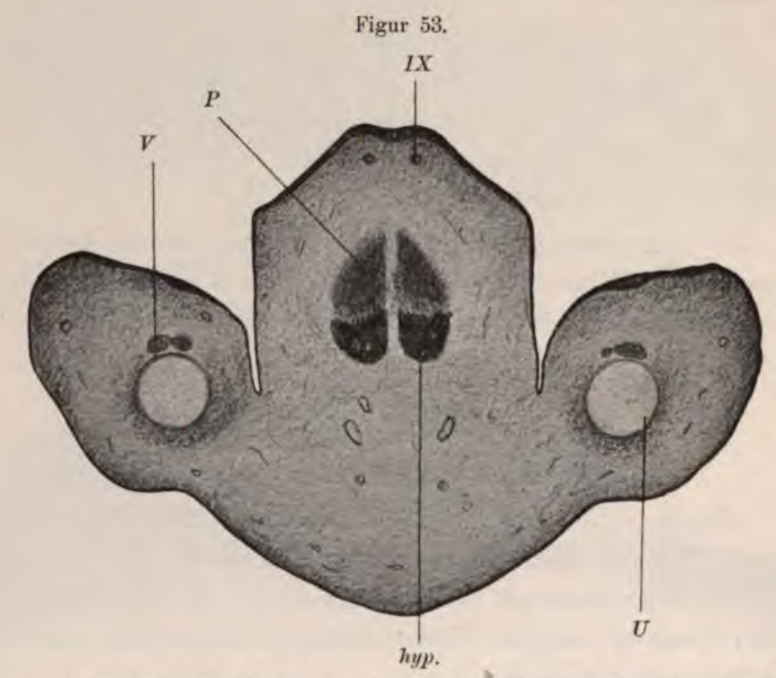
Jedenfalls ist sicher, dass wie bei der Eidechse auch hier das erste Myotom kein Material liefert. Vom zweiten Myotom an wird sicher bis zum vierten, wahrscheinlich bis zum fünften die Hypoglossusmuskulatur abgegeben (cf. Sperling).

Man findet dann in späteren Stadien den Nervus Hypoglossus in einem Zellhaufen enden, der als die Anlage seines Muskelblastems anzusehen ist. Diese Zellmasse liegt, natürlich paarig, z. B. in Stadium X, dicht vor dem blinden Ende der medianen Thyreoideaanlage und erstreckt sich von diesem seinem kaudalen Ende nach der Zungengegend hin. Beide

Blastemmassen liegen sehr dicht nebeneinander, aber deutlich getrennt und divergieren dann etwas nach vorn.

In demselben Stadium liegt das Blastem unmittelbar vor dem Truncus arteriosus wie die Textfigur 54 zeigt.

Figur 53.

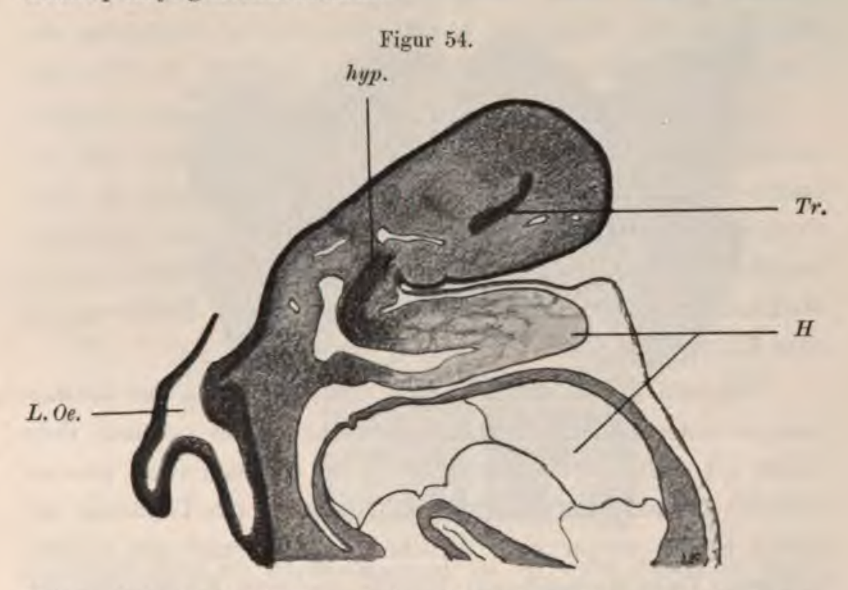


Querschnitt durch den Mundboden der Ente, Stadium XXX. Anheftung der vorderen Hypoglossusmuskulatur (Hyp) an die paarige Anlage des Paraglossale (P).
U = Unterkiefer.
V = Ph. trigeminus.
IX = N. glossopharyngeus.
Vergrösserung ca. 30 fach.

In den ersten Schlundbogen liegt ausserdem noch das ihnen zukommende Blastem, das ein Rudiment des bei niederen Tieren dort liegenden Branchiocoeloms ist. Irgend eine Höhle ist darin, wie von anderer Seite schon erwähnt wurde, in keinem von mir untersuchten Stadium zu finden. Ebenso ver-

hält es sich mit dem zweiten und dritten Bogen, auch in ihm ist eine fast an allen Seiten scharf abgegrenzte derartige Anlage zu finden. Dass diese Muskelanlagen nichts mit denen der Zunge selbst zu tun haben, ist selbstverständlich. Sie müssen aber wegen ihrer späteren Schicksale wohl beachtet werden. Sie führen den Namen Trigeminus-, Facialis- und Glossopharyngeusmuskulatur.

Figur 54.



Medianschnitt durch die Zungenanlage der Ente, Stadium XI. Zur Demonstration der Lage und des Vorwachsens der Hypoglossusmuskulatur (Hyp).
Tr = Trigeminusmuskulatur im ersten Schlundbogen.
H = Herz.
L. Oe = Eingang zum Kehlkopf und Oesophagus.
Vergrösserung ca. 45 fach.

Der Nervus Hypoglossus tritt von der medialen Seite (Stadium XI) in die Muskelanlage hinein, liegt aber im bei weitem grössten Teile des Verlaufes ziemlich genau in der Mitte der Anlage (cf. Textfigur 55).

In späteren Stadien (XIII etc.) wächst dann die Muskelanlage mit dem Nerven in die Zungenanlage hinein und man erkennt

deutlich eine Konvergenz der Blastemmassen, die aber in der Mittellinie immer durch eine Bindegewebslage getrennt sind. Man kann den Nerven nicht so weit kranialwärts in die Zungenanlage hinein verfolgen, wie die Blastemmasse. Von Knorpelanlagen ist hier noch nichts zu sehen.

Am Halse erstreckt sich die Hypoglossusmuskulatur als ziemlich platte, dünne Zellanhäufung herunter. Sie ist noch eine Reihe von Schnitten kaudalwärts von der Trennung des Vordarmes in Trachea und Oesophagus deutlich zu erkennen.

In Stadium XIV liegen in der Zunge die beiden Muskelblastemmassen des Hypoglossus so dicht aneinander, dass sie kaum von einander zu trennen sind. Hier tritt auch die erste deutlich erkennbare Knorpelanlage auf, als ein median gelegenes rundliches (im Querschnitt), längliches Stück unmittelbar in der Medianebene. Die Muskelanlage hat gar keine Beziehung zu dem Knorpel.

Während in Stadium XVI a die kaudalen Teile der Muskelanlagen untrennbar zusammenliegen, sind sie im vorderen Teile durch ein Gefäss von einander getrennt, das sich nach vorn in mehrere kleinere Äste auflöst. Bald ist aber die Trennung der beiden Seiten wieder eine vollständige (XV) und nur in dem kaudalen Teile ist noch ein kleiner medianer Zusammenhang.

In diesem Stadium ist die Trigeminus- und Facialismuskulatur weiter entwickelt und beide sind medianwärts stark vorgewachsen, so, dass sie beide in der Mittellinie an einigen Stellen untrennbar zusammenhängen (cf. Textfigur 58).

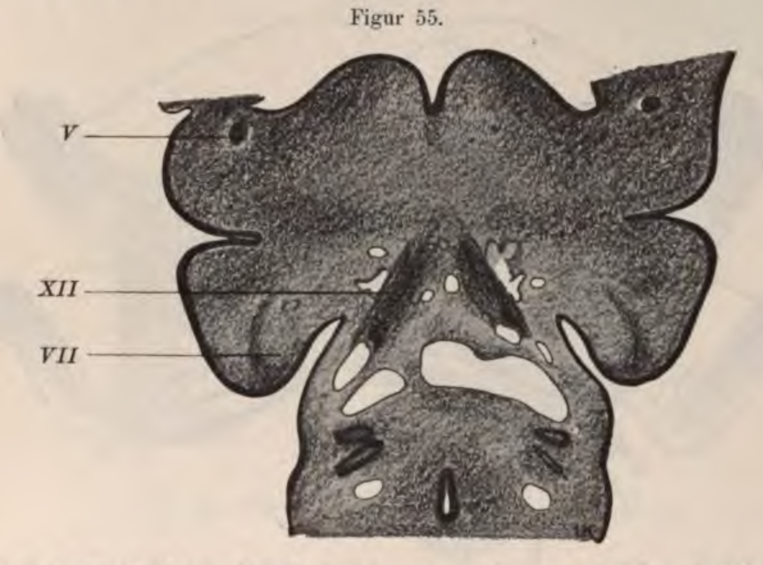
Auf ganz wenigen Schnitten ist sogar ein Zusammenhang der Facialis- und der Trigeminusmuskulatur in der Mittellinie nachzuweisen.

Die Hypoglossusmuskulatur hat nun auch schon in ihrem vorderen Teil gewisse Beziehungen zum Knorpelskelett bekommen, indem ihre oberen kranialen Partien so dicht an dem Ver-

einigungspunkt der Anlagen der Zungenbeinhörner mit dem kopularen (medianen) Teil liegen, dass man sagen könnte — wenn der Ausdruck bei noch nicht entwickelten Muskelfasern erlaubt wäre, — sie entspringen von diesem Skelettteil.

Viel deutlicher wird dies im Stadium XVI, wo die knorpeligen Teile schon recht gut abgrenzbar sind, und in

Figur 55.



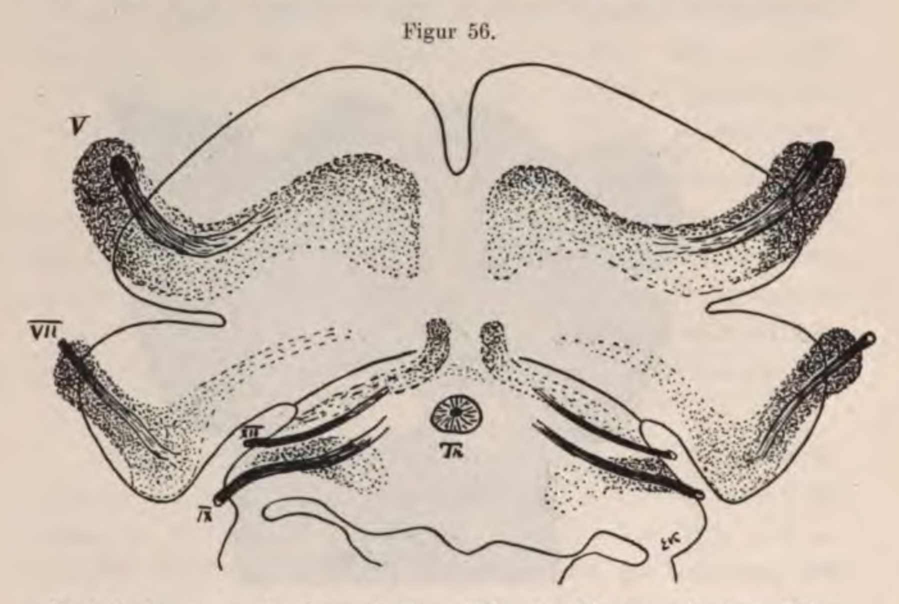
Querschnitt durch die Mundbodengegend, um die oralen Enden der Hypoglossusmuskulatur zu zeigen (XII), Ente, Stadium XIIa (genau der gleiche Entwickelungszustand, wie XII).
V = N. trigeminus mit Muskelanlage.
VII = Facialismuskulatur.
Vergrösserung ca. 40fach.

der Muskulatur auch schon Fasern aufzutreten beginnen. Da sieht man, dass der von der Halsgegend also von unten in die Zunge eintretende Muskel eine Portion besitzt, die an dem Winkel, den das Zungenbeinhorn mit dem Körper bildet, an der Aussenseite des Knorpels ansetzt, und von da in einem leichten nach aussen (lateralwärts) konvexen Bogen zur Spitze der Copula ausstrahlt, wo wieder ein kleiner Teil der Muskulatur ansetzt,

während der grössere Teil dann weiter nach vorn verläuft und in die Zungenanlage einstrahlt.

Da wo der Teil des Muskels an die Knorpelanlage herantritt, ist eine leichte Verdickung der spitzen Copula zu bemerken. Der in die Zunge einstrahlende Muskelabschnitt liegt natürlich

Figur 56.



Muskelanlagen von der Ente, Stadium XII. Gezeichnet nach einer Rekonstruktion auf Glastafeln. Natürlich sind alle Teile auf die Papierebene projiziert worden, und daher treten die plastischen Verhältnisse nicht so hervor, wie an der Rekonstruktion, was bei allen Muskelrekonstruktionsbildern wohl zu beachten ist. Man sieht bei allen diesen Abbildungen von oben, also vom Munde her, auf die Darstellung.

V = N. trigeminus mit seiner Muskulatur im ersten Schlundbogen.
VII = N. facialis mit seiner Muskulatur im zweiten Schlundbogen.
IX = N. glossopharyngeus mit seiner Muskulatur im dritten Schlundbogen.
XII = N. hypoglossus mit seinem schon oralwärts etwas vorwachsendem Blastem seiner Muskulatur.
Th = Thyreoideaanlage.

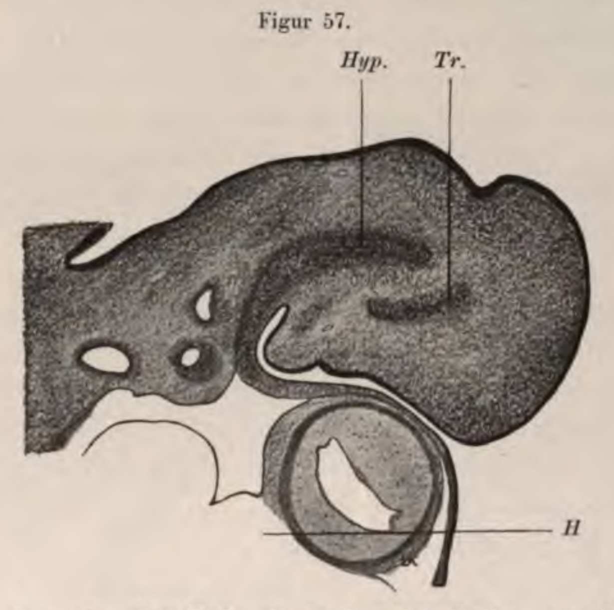
Vergrösserung ca. 60 fach.

Die Konturen des Unterkieferrandes und der Zunge sind wie in den folgenden ähnlichen Figuren angegeben und nach den Tafelfiguren derselben Stadien verständlich.

unter (dem Mundboden näher) der Knorpelanlage. In diesen, wie in ähnlichen Stadien ist sehr deutlich zu sehen, wie der Nervus hypoglossus von der medialen Seite in die Muskulatur eintritt.

Die Facialismuskulatur, die uns nur teilweise interessiert, besteht in diesem vorderen Teile aus einem Haufen von dicht

Figur 57.



Schnitt neben der Mittellinie durch den Mundboden von der Ente, Stadium XIV a (etwas älter als XIV), um das Weiterverwachsen der Hypoglossusmuskulatur (Hyp.) zu zeigen.
Tr = Trigeminusmuskulatur des ersten Schlundbogen.
H = Herz.
Vergrösserung ca. 45 fach.

gedrängten Zellen, der scharf gegen die Umgebung abgesetzt ist, und der in seinem kranialen Abschnitt lateral von den Knorpelanlagen in den dort noch kenntlichen Derivaten der hautwärts gelegenen Abschnitte des zweiten Schlundbogens liegt. Der Nerv tritt nun lateral in die Blastemmasse ein. Auf weiter kaudalwärts folgenden Schnitten nähert sich die Anlage sehr der

Hypoglossusmuskulatur und tritt dann unter diese herunter. Dabei kommen die Blastemmassen immer näher der Mittellinie und in einem ganz kleinen vorderen Abschnitt hängen sie untrennbar zusammen. (Textfigur 58).

Sowie diese Anlage ihr Ende erreicht hat beginnt die Trigeminusmuskulatur, die ziemlich nahe der Mittellinie gelegen, so mit der der anderen Seite zusammenhängt, dass keine Trennungslinie zwischen den Anlagen besteht. Die lateralen Teile dieser Muskulatur liegen so dicht an dem Vorknorpel des ersten Schlundbogens, dass man wieder sagen könnte, sie entspringen von diesem Skelettstück. Die Abschnitte der Trigeminusmuskulatur, die zur Kaumuskulatur verwendet werden, bleiben hier unberücksichtigt.

In einem etwas älteren Stadium ist die Strecke, in der die Trigeminusmuskulatur beider Seiten in der Mittellinie zusammenhängt, etwas grösser geworden; sie erstreckt sich weit nach vorn zur Spitze des Unterkiefers hin, ungefähr so weit, wie die Hypoglossusmuskulatur reicht (cf. Figur 58). Sie hängt so dicht mit dem oralen Ende der sich in der Mittellinie treffenden Facialismuskulatur zusammen, dass von einer Trennung doch kaum noch gesprochen werden kann [1]).

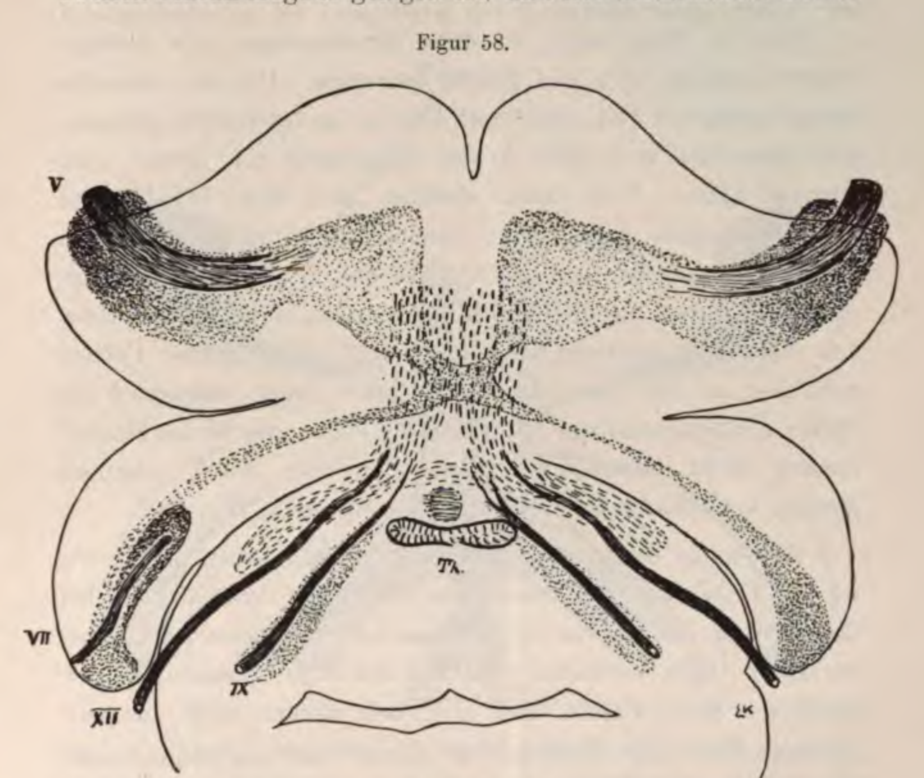
Im lateralen Teile ist die Trigeminusmuskulatur in zwei Portionen geteilt durch die jetzt deutlicher gewordenen Massen des vorknorpeligen Unterkiefers.

Die gehirnwärts von Knorpel gelegene Partie wird zur Kaumuskulatur.

[1]) Die Textfiguren sind nach Glasrekonstruktionen gezeichnet, die für diese Zwecke (zum Verfolgen von Muskelblastemen, Nerven, Knorpelanlagen, deren mangelhafte Abgrenzung für Wachsrekonstruktion sehr grosse Schwierigkeiten machen) wunderbar geeignet sind. Sie geben ein prachtvoll plastisches Bild der Verhältnisse, das mit verschiedenen Farben (Muskel, Nerven, Knorpel etc.) gemalt viel anschaulicher ist, als man es nach den viel weniger leicht verständlichen Textbildern erwarten kann.

Die lateralen Teile der Facialismuskulatur bestehen aus einem dickeren Blastem, das kranialwärts liegt, an das sich kaudalwärts eine dünne Platte anlegt, die in dem Derivat des zweiten Schlundbogens gelagert ist, und sich medianwärts immer

Figur 58.



Muskelanlagen der Ente, Stadium XIV. Gleichfalls nach einer Rekonstruktion auf Glas gezeichnet. cf. Erklärung der Textfigur 56. Bezeichnungen wie dort. In der Medianlinie hängen die Blastemmassen des Trigeminus und des Facialis untrennbar miteinander zusammen. Vor der medianen Thyreoidea-anlage liegt das nicht bezeichnete Knorpelstückchen.
Vergrösserung ca. 60fach.

mehr verschmälert. In dem dickeren Abschnitt, ganz dicht an der unteren Grenze liegt der Hauptteil des Nervus facialis.

Die am Verlauf des Nervus glossopharyngeus liegende Muskulatur ist weiter an dem Nerven nach der Mittellinie hin

gewachsen, sie ist in der Textfigur 58, aus der ihre Lage sehr deutlich wird nicht bezeichnet.

Die Hypoglossusmuskulatur liegt dicht unter dem schon bedeutend weiter entwickelten Knorpelskelett dieser Gegend.

Wie die Figur zeigt, ist diese Muskelanlage, die deutlich Fasern aufweist, sehr viel länger geworden. Ihr am weitesten kaudal gelegener Teil hängt mit dem der anderen Seite grösstenteils zusammen und bildet in der Halsgegend eine dünne, vorn konvexe Platte. Von dieser strahlen zwei dicke Bündel (auf jeder Seite eines) nach vorn. Ähnlich wie früher setzen Fasern an dem Winkel an, den die Copula des Hyobranchialskelettes mit dem Knorpel des dritten Schlundknorpels bildet, und strahlen von dort nach vorn zur Copula hin aus. Diese grosse Portion geht aber an der Spitze der Copula nach unten abbiegend zur Spitze der Zungenanlage hin und dort liegen die beiden Muskelmassen dicht nebeneinander, zuweilen nur durch minimale Massen von Zwischengewebe getrennt (cf. auch Fig. 60).

Wie schon erwähnt, reichen sie ungefähr soweit nach vorn, wie die Trigeminusmuskulatur, die aber unter ihnen liegt. Über den Verlauf des Nervus hypoglossus ist nicht besonderes neues zu sagen. Sein Verhalten wird aus der Figur vollkommen ersichtlich. Seine Fasern sind aber bei weitem nicht bis zum vorderen Ende der Muskelanlage zu verfolgen, gerade so wie auch in jüngeren Stadien.

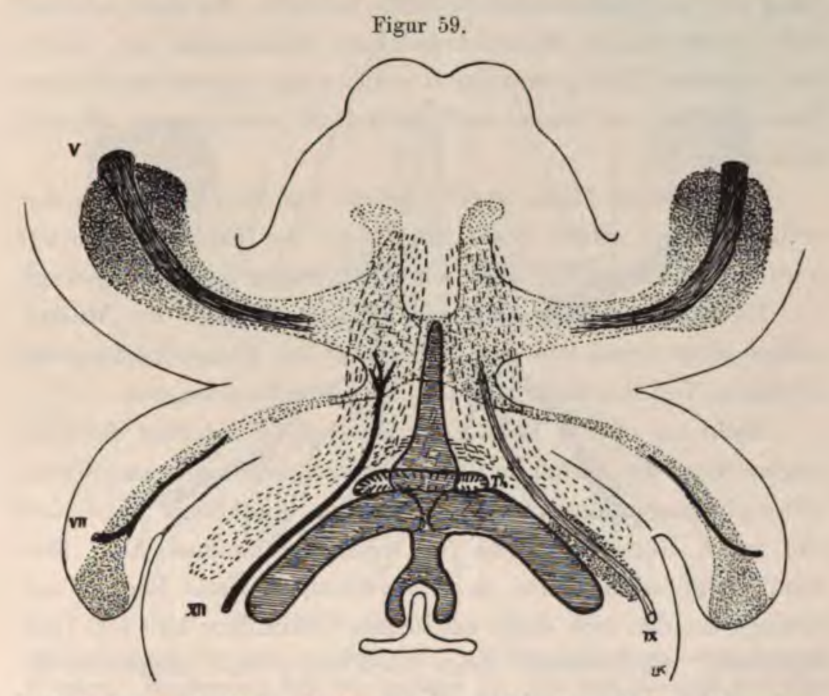
Die Textfigur 59 zeigt eine Rekonstruktion der Ente, Stadium XV. Von der Trigeminusmuskulatur ist nur der Teil gezeichnet, der ventral von der Knorpelanlage des Unterkieferbogens gelegen ist. Dieser zeigt, abgesehen von grösserer Ausdehnung, keine wesentlichen Veränderungen gegen vorher.

Beide Anlagen treffen in der Mittellinie zusammen, und zeigen schon deutlich entwickelte Fasern, die der Richtung des späteren Musculus intermandibularis (mylohyoideus) entsprechen.

Der zutretende motorische Nerv tritt vom Hauptstamm des Trigeminus unter dem Unterkieferknorpel her.

Die lateralen Partien des Muskels entspringen von dem Bindegewebe in der Umgebung des Knorpels, nicht direkt, wie

Figur 59.



Muskelanlagen der Ente, Stadium XV, gezeichnet nach einer Glasrekonstruktion. (cf. Erklärung von Textfigur 56). Bezeichnung wie dort. Der Nervus hypoglossus ist nur auf der linken Seite, der N. glossopharyngeus nur auf der rechten Seite eingezeichnet. Die Knorpelanlage ist schraffiert. Sein hinterer gabelförmiger Teil umfasst den Kehlkopfeingang. Gezeichnet bei 60facher Vergrösserung, zur Reproduktion um $^1/_4$ der Gesamtgrösse verkleinert.

schon bei niederen Tierklassen erwähnt, von dem Knorpel. Dieses Bindegewebe liefert später die Deckknochen des Unterkiefers.

Hinten hängt in der Mittellinie die Trigeminusmuskulatur mit der Facialismuskulatur zusammen, ebenso wie in früheren

Stadien, nur in etwas bedeutenderer Ausdehnung als vorher. Die Facialismuskulatur besteht aus einer dickeren Masse, die im Querschnitt rundlich elliptisch ist, und die medianwärts und oralwärts von beiden Seiten her konvergierend den Zusammenhang mit der Trigeminusmuskulatur herstellt. An diese schliesst sich halswärts eine dünne ausgedehnte Muskelplatte an, die in den späteren Textfiguren durch reihenweise angeordnete Punkte bezeichnet ist, die lateral stark verbreitert, medianwärts ziemlich schmal ist.

Diese dünne Platte ist die Anlage des Musculus constrictor colli, der von einem besonderen Aste des Facialis innerviert wird, im untersten Teil aber schon Cervicalnervenäste empfängt.

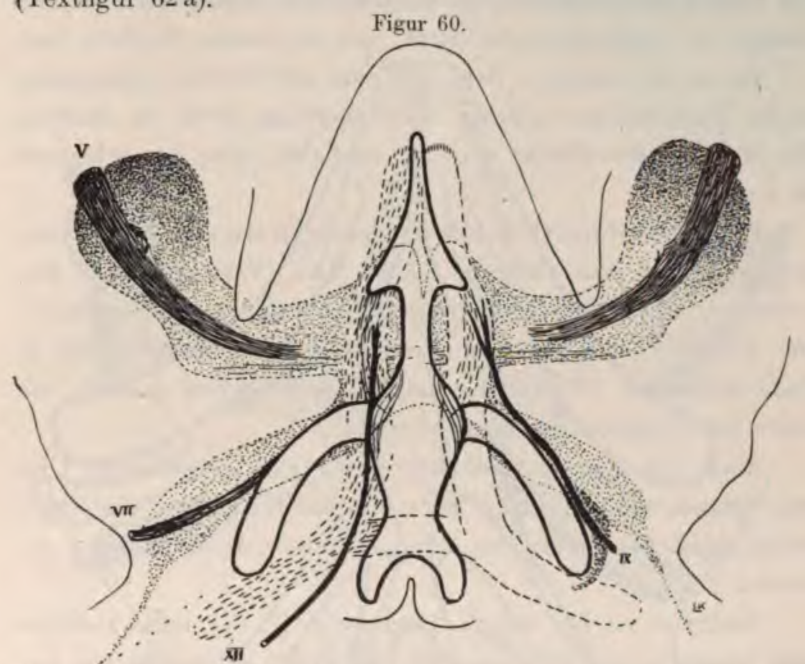
Im lateralen Teile liegt der dickere Strang der Muskelanlage dicht neben dem nur rudimentär zur Anlage kommenden medialen Teil des Knorpels des zweiten Schlundbogens.

Dicht am oberen Rande des Knorpels des dritten Schlundbogens liegt die vorher erwähnte Muskelmasse, die am Nervus glossopharyngeus lag und jetzt von ihm durchbohrt wird, und die gegen früher bedeutend an Masse zugenommen hat. Man kann wohl sagen, dass sie vom Knorpel dieses Bogens entspringt, an den sich dicht der neunte Gehirnnerv hält (cf. Textfigur 60). Sie verläuft dann nach vorn und endet in der Gegend des medialen Endes des Knorpels des zweiten Schlundbogens. Hier ist allerdings die Abgrenzung des Knorpelblastems gegen das umliegende embryonale Gewebe so ausserordentlich undeutlich, dass irgendwie sichere Grenzen und präzise Angaben gar nicht gemacht werden können.

Die Hypoglossusmuskulatur hat an Länge bedeutend zugenommen und zeigt einige nicht unwichtige Modifikationen. Unter dem Kehlkopf tritt die Masse jederseits, zum Teil dicht nebeneinanderliegend, zur Zungengegend empor. Nun ist deutlich erkennbar, dass eine mediale Portion der Muskelblastemmasse da am dritten Schlundbogen Knorpel ansetzt, wo dieser von der Copula entspringt.

Ausserdem geht dicht unterhalb (aboralwärts) davon ein kleines Bündel so nahe an die Mittellinie heran, dass es mit entsprechenden Partien der anderen Seite dicht zusammenhängt (Textfigur 62 a).

Figur 60.



Muskelanlagen der Ente, Stadium XVI, mit eingezeichneten Knorpelanlagen (Kontur). Bezeichnung wie bei Textfigur 56. Die vom Knorpel gedeckten Muskelanlagen sind teilweise nur im Umriss angedeutet. Die in der Mittellinie vereinigten paarigen Blasteme der Trigeminus- und Facialismuskulatur hängen dort auch untereinander zusammen. Die Anlage der Hypoglossusmuskulatur ist gestrichelt (links). Wieder ist links allein der Nervus hypoglossus und rechts allein der Nervus glossopharyngeus eingezeichnet. Gezeichnet bei ca. 60facher Vergrösserung. Zur Reproduktion um ca. 1/4 verkleinert.

Der Hauptteil der Muskelanlage geht dann im leichten Bogen an der lateralen Seite der Copula entlang nach vorn und setzt ähnlich wie in früheren Stadien nur in grösserer Ausdehnung an der vorderen Verdickung der Copula an, d. h. seine Fasern hören in dem Bindegewebe auf, das die Knorpel-

anlage umgibt. Von typischem Knorpelgewebe ist da überhaupt keine Andeutung vorderhand zu sehen.

Der übrige Teil der Muskelmasse geht nach vorn, weit in die Zungenspitzengegend hinein, ungefähr ebensoweit, wie die Anlage der Trigeminusmuskulatur, von der soeben die Rede war.

Bis in die vorderen Regionen geht der Nervus hypoglossus in der Muskelanlage entlang, ohne allerdings noch so deutlich wie bisher seinen Zutritt von der medialen Seite her erkennen zu lassen.

Keine irgendwie erheblichen Änderungen zeigt die Trigeminusmuskulatur in dem Stadium XX u. XXI (Textfigur 62 u. 63), soweit wir sie in den Kreis dieser Betrachtungen gezogen haben. Die Textfigur, die in schematischen Rekonstruktionen die in Rede stehenden Verhältnisse zeigt,[1]) demonstriert deutlich die Form des Musculus intermandibularis.

Auch die Facialismuskulatur hat keine erheblichen Umwandlungen erlitten. Nur wäre zu bemerken, dass die Lagebeziehungen des rundlichen Stranges dieser Anlage andere geworden sind.

Während er im vorigen Stadium (Fig. 61) noch ziemlich weit oralwärts von dem Knorpel des dritten Schlundbogens lag, ist jetzt seine Lage so, dass er dicht neben ihm verläuft. Das ist für die späteren Muskelderivate nicht unwichtig (Fig. 63).

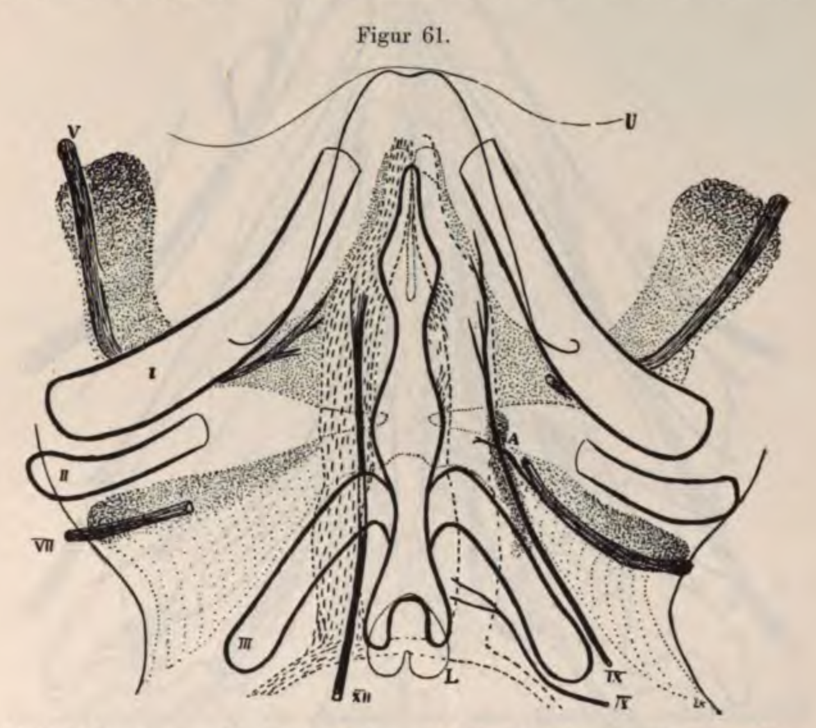
Bedeutsam sind ferner die Wandlungen, die die Hypoglossusmuskulatur durchgemacht hat. Der Abschnitt, der aboral von dem Knorpelblastem des dritten Schlundbogens liegt, hat

---

[1]) Bei dieser und den folgenden ähnlichen Textfiguren, die ältere Stadien betreffen, muss man immer berücksichtigen, dass die hinteren in der Gegend des Kehlkopfes und hinter ihm gelegenen Teile selbstverständlich nicht die Verhältnisse in natürlichen Proportionen zeigen können; diese Teile sind, während die vorderen Teile horizontal liegen, stark abfallend zu denken, was natürlich in der Zeichnung, die die Verhältnisse auf eine Ebene projiziert, darstellt, nicht zum Ausdruck kommen kann.

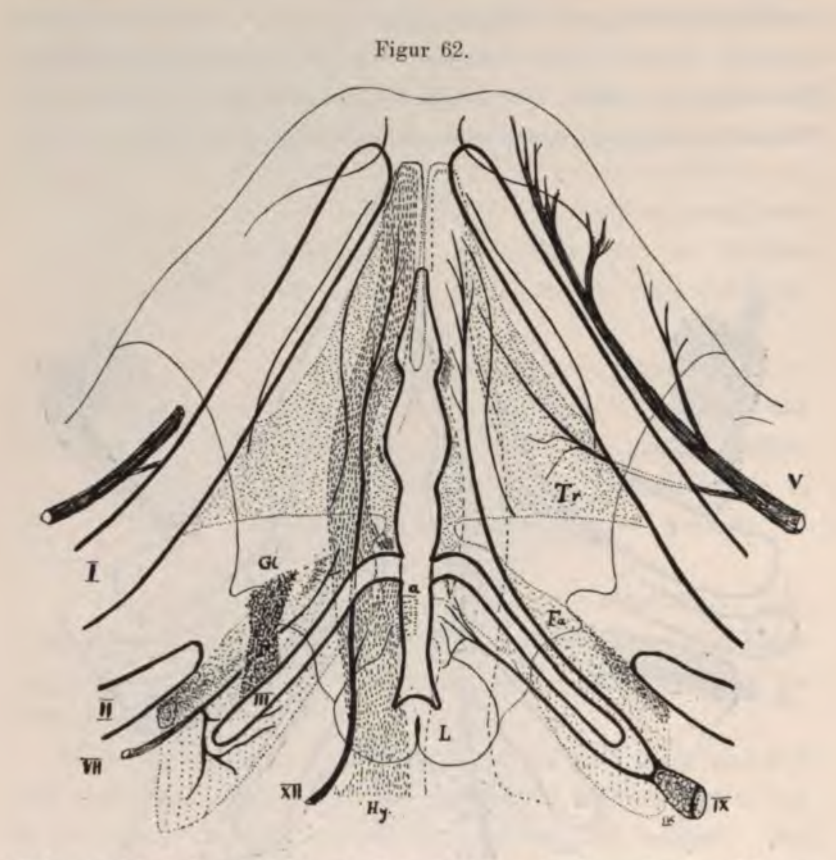
keine Veränderungen aufzuweisen, nur der oral von jenem liegende. Zunächst bemerkt man, dass jetzt eine fast vollständige Trennung der oralen und aboralen (orientiert nach dem Knorpel) Portion der Hypoglossusmuskulatur eingetreten ist, und dass die

Figur 61.



Muskelanlagen von der Ente, Stadium XVIII, gezeichnet nach einer Glasrekonstruktion. Die Umrisszeichnungen vom ersten, zweiten und dritten Schlundbogenknorpel sind mit I, II, III bezeichnet. V = Trigeminus, der in seine Muskulatur hineintritt; die links (resp. rechts) vom ersten Schlundbogenknorpel liegende Muskelanlage wird zur Kaumuskulatur; die zwischen den beiden ersten Knorpeln liegenden Muskelmassen hängen in der Mittellinie im hinteren aboralen Abschnitte untereinander und mit der Facialismuskulatur zusammen. VII = Nervus facialis. IX = Glossopharyngeus, bei A seine Muskutatur, die eng punktiert ist. Von dem Nerven sind hier seine beiden Äste wiedergegeben, die beide mit IX bezeichnet sind. XII = Nervus hypoglossus. Seine Muskulatur ist gestrichelt. Sie reicht bis zum vordersten Ende der Kopulabildungen des Knorpels und hat die auf der rechten Seite dieser Bildungen bezeichneten Ansatzpunkte. Wie man links sehen kann, ragt die Muskelanlage etwas über den Knorpel hinaus. L = Larynxeingang

Figur 62.

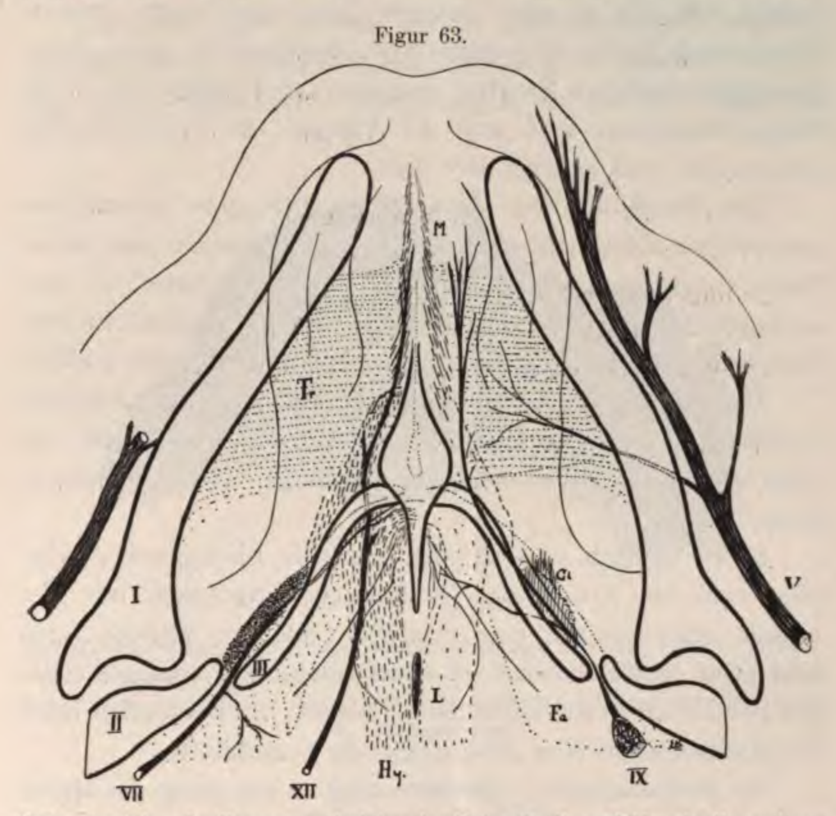


Rekonstruktion der Muskel- und Knorpelanlagen der Ente, Stadium XX, angefertigt wie die vorigen. Die Knorpelanlagen sind wieder der Reihe nach bezeichnet (I, II, III). Auf der linken Seite ist der Nervus trigeminus nur teilweise gezeichnet, auf der rechten dagegen mit allen seinen Unterkieferästen. Der Ast, der zu dem ventral vom Unterkieferknorpel gelegenen Muskelblastem (Tr) tritt, ist rechts ebenfalls angegeben. Die Trigeminusmuskulatur ist in der Mittellinie von allen dort gezeichneten Gebilden bedeckt. Fa = Facialismuskulatur. VII = N. facialis, der nur auf der linken Seite gezeichnet ist. Gl = Glossopharyngeusmuskulatur (nur links). IX. N. glossopharyngeus, der nur auf der rechten Seite gezeichnet ist mit seinem Ganglion und den beiden Hauptästen. Die Hypoglossusmuskulatur (Hy) ist links ausgezeichnet. XII N. hypoglossus ist nur links dargestellt, bei a die im Text erwähnte Abzweigung. Die untersten Teile der Hypoglossusmuskulatur sind nicht mitgezeichnet. L = Kehlkopfsanlage.

Vergrössserung wie vorher, zur Reproduktion etwas verkleinert.

orale Portion lateralwärts abgewichen ist und nähere Beziehungen zu dem Schlundbogenknorpel (III) gewonnen hat. sodass man sagen kann, dass er von dem vorderen Rande des Knorpels entspringt und dann nach vorn mit dem der anderen Seite

Figur 63.



Rekonstruktion der Zungenmuskulatur der Ente, Stadium XXI, wie die vorigen angefertigt. I, II, III = Schlundbogenknorpel. Diese sind aber hier, um die Zeichnung nicht zu komplizieren, ganz schematisch angegeben. Die richtigen Verhältnisse finden sich in der Textfigur 43. Die Bezeichnungen sind genau so wie in der Textfigur 56: M = Anlage des Musculus genioglossus und geniohyoideus. Vergrösserung wie vorher.

konvergiert, um an dem reduzierten vorderen Teil des Kopulargebietes der Knorpelanlagen anzusetzen. Während im vorigen Stadium noch die Hauptmasse der Hypoglossusmuskulatur dann

weiter nach vorn in die Zungenspitze weiter zog (cf. auch Fig. 62), hört sie jetzt in diesem Ansatz fast vollständig auf und hängt nur ganz unbedeutend mit den nun oralwärts folgenden Derivaten des primären Muskelstranges zusammen. Dieser vorderste Abschnitt besteht jetzt aus je einer lockeren Fasermasse, deren einzelne Fasern nach hinten divergieren und beiderseits an einem bindegewebigen medianen Streifen inserieren (cf. Textfigur 63). Diese beiden Muskelzüge sind nun die Anlagen der beiden Musculi geniohyoidei und genioglossi.

Ihre Entstehung von dem ursprünglich ganz einheitlichen jederseitigen Muskelstrang ist leicht so zu verstehen, dass dieser Strang ungefähr im mittleren Teil seines Verlaufes an dem medianen Knorpelskelett festgeheftet wird und dadurch in zwei Hauptgruppen von Anlagen für die definitiven Muskeln zerfällt:

Einmal (aborale) für die Muskeln, die von dem Schlundbogenknorpel (III) zur Copula ziehen, und zweitens für die Muskeln, die von dem Unterkiefer zur Zunge resp. zum Knorpelskelett gehen.

Es ist nämlich zu erwähnen, dass der Bindegewebsstreifen (der wohl als Art Sehne des Muskels aufzufassen ist), der median oralwärts von dem vorderen Ende der Muskelanlagen bald noch deutlicher wird, an das Bindegewebe herangeht, das die Deckknochen des Unterkiefers liefert. So bekommen dann die Muskelmassen eine Ansatzstelle am Unterkiefer.

An Medianschnitten und namentlich an den neben der Mittellinie geführten Sagittalschnitten, sieht man, ähnlich wie das für die Eidechsenzunge ausgeführt wurde, dass zunächst die vordere Portion der Hypoglossusmuskulatur weit dorsalwärts von der Anlage der Knorpel des Unterkiefers lag, um allmählich erst zu ihm herabzurücken. (Fig. 64).

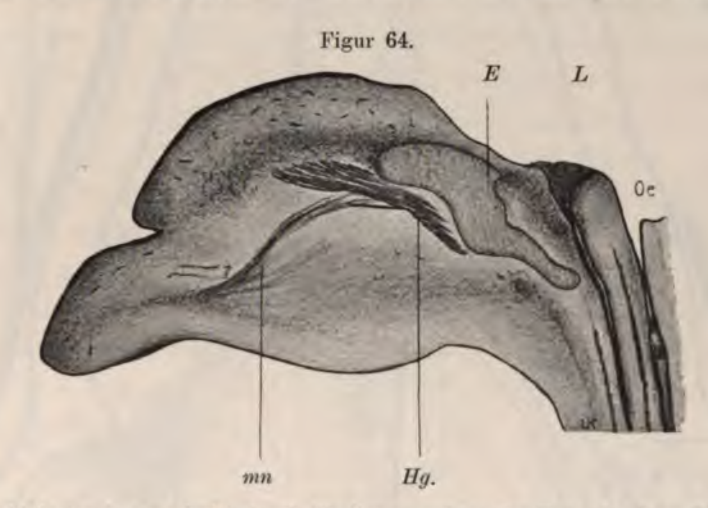
In wie weit sich sonst diese Verhältnisse an die der Eidechsen anlehnen, soll in dem besonderen vergleichenden Abschnitt erörtert werden.

Der Nervus hypoglossus bietet keine weiteren Besonderheiten, er geht bis vorn in die Derivate des primären Muskelstranges.

Die Entstehung der Unterkiefer-Zungenbein-Muskulatur ist sehr schön an Sagittalschnitten zu verfolgen-

Die neben und um den Nervus glossopharyngeus liegende Muskelmasse ist ebenfalls in der Abbildung 63 markiert (Gl), sie zeigt keine besonderen Umänderungen, sie hat ihre Lage am

Figur 64.

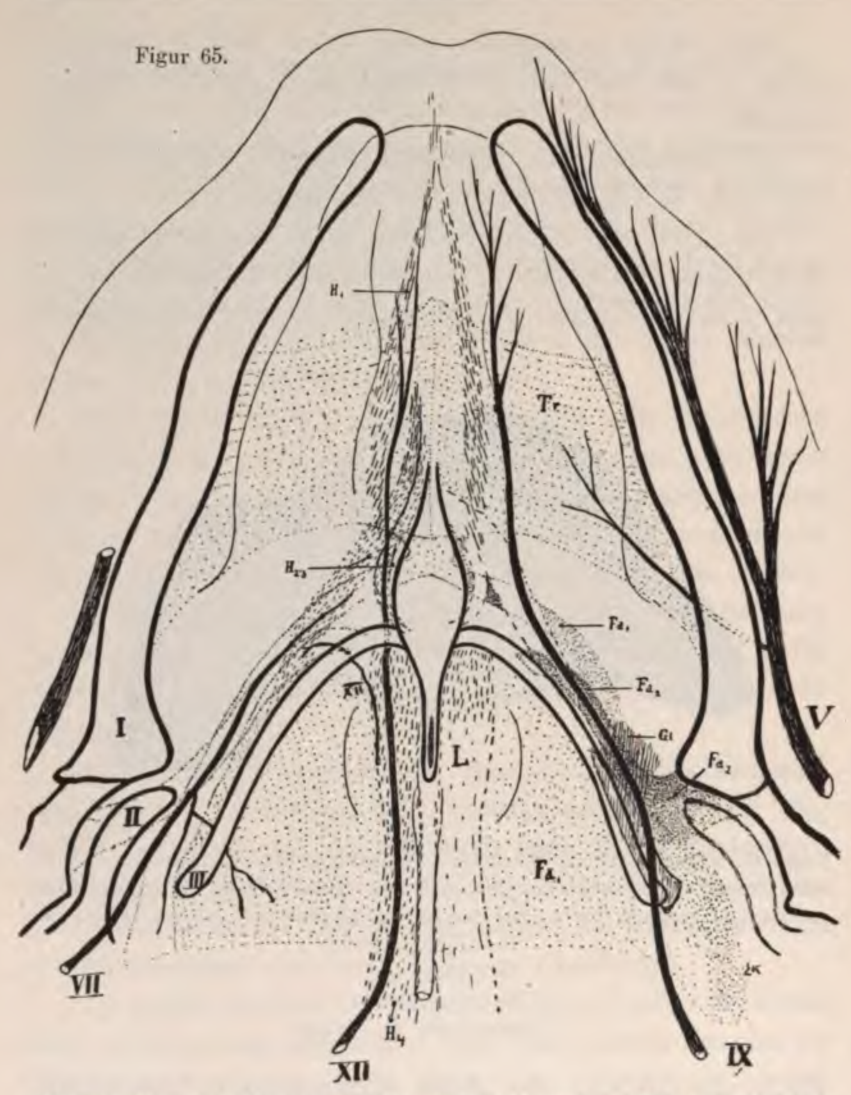


Kombinierter Längsschnitt durch die Zungenanlage der Ente, Stadium XXVII. Zur Demonstration des Zusammenhanges des vorderen Endes der Hypoglossusmuskulatur (Hg) mit der Anlage des M. genioglossus und geniohyoideus (mn).
E = Entoglossum.
L = Larynx.
Oe = Oesophagus.
Vergrösserung ca. 30 fach.

Rande des Knorpels des dritten Schlundbogens; irgendwelche Beziehungen zum zweiten Schlundbogenknorpel sind nicht vorhanden.

Im Stadium XXIV ist über die Trigeminusmuskulatur nichts zu sagen. (Figur 65). Dagegen zeigt die Facialismuskulatur einige sehr bemerkenswerte Veränderungen. Vorn

Figur 65.



Rekonstruktion der Zungenmuskulatur der Ente, Stadium XXIV, zeichnerisch erhalten, sonst wie die vorigen Figuren.

Tr = Trigeminusmuskulatur. V (rechts nur vollkommen gezeichnet). N. trigeminus. Fa und Fa, verschiedene Portionen der Facialismuskulatur. VII Nervus facialis, nur auf der linken Seite gezeichnet. H_1, $H_{2 \cdot 3}$, H_4 verschiedene Portionen der Hypoglossusmuskulatur (genauere Erklärung im Text. XII N. hypoglossus (nur auf der linken Seite gezeichnet). Gl = Glossopharyngeusmuskulatur (nur rechts). IX N. glossopharyngeus (nur der Zungenast rechts gezeichnet. Vergrösserung wie vorher, zur Reproduktion um $^1/_3$ verkleinert.

hängt die Facialismuskulatur noch mit der Trigeminusmuskulatur, wie bisher zusammen, und vor dem Kehlkopf und der Trachea zieht die breite Platte jederseits am Halse herunter (Fa_1). Seitlich hat sich aber von ihr ein Strang abgegliedert, der mit dem hinteren Ende des Meckelschen Knorpels Beziehungen gewonnen hat und medialwärts zugleich dicht an den dritten Schlundbogenknorpel heranzieht (Textfigur Fa_2). Dieser zunächst noch kleine Muskel nimmt ferner an Grösse bedeutend zu und bildet später einen wichtigen Muskel des Branchialskelettes. Die Glossopharyngeusmuskulatur (auf der Textfigur schraffiert und mit Gl. bezeichnet) hat sich am ganzen freien Ende des dritten Schlundbogenknorpels ausgebreitet. Zugleich sind ihre lateralen Partieen nahe an den ersten Schlundbogenknorpel herangerückt, ohne aber an diesem Skelettteil schon definitive Anstatzpunkte gewonnen zu haben. Sie wird immer noch von dem Nervus glossopharyngeus durchbohrt.

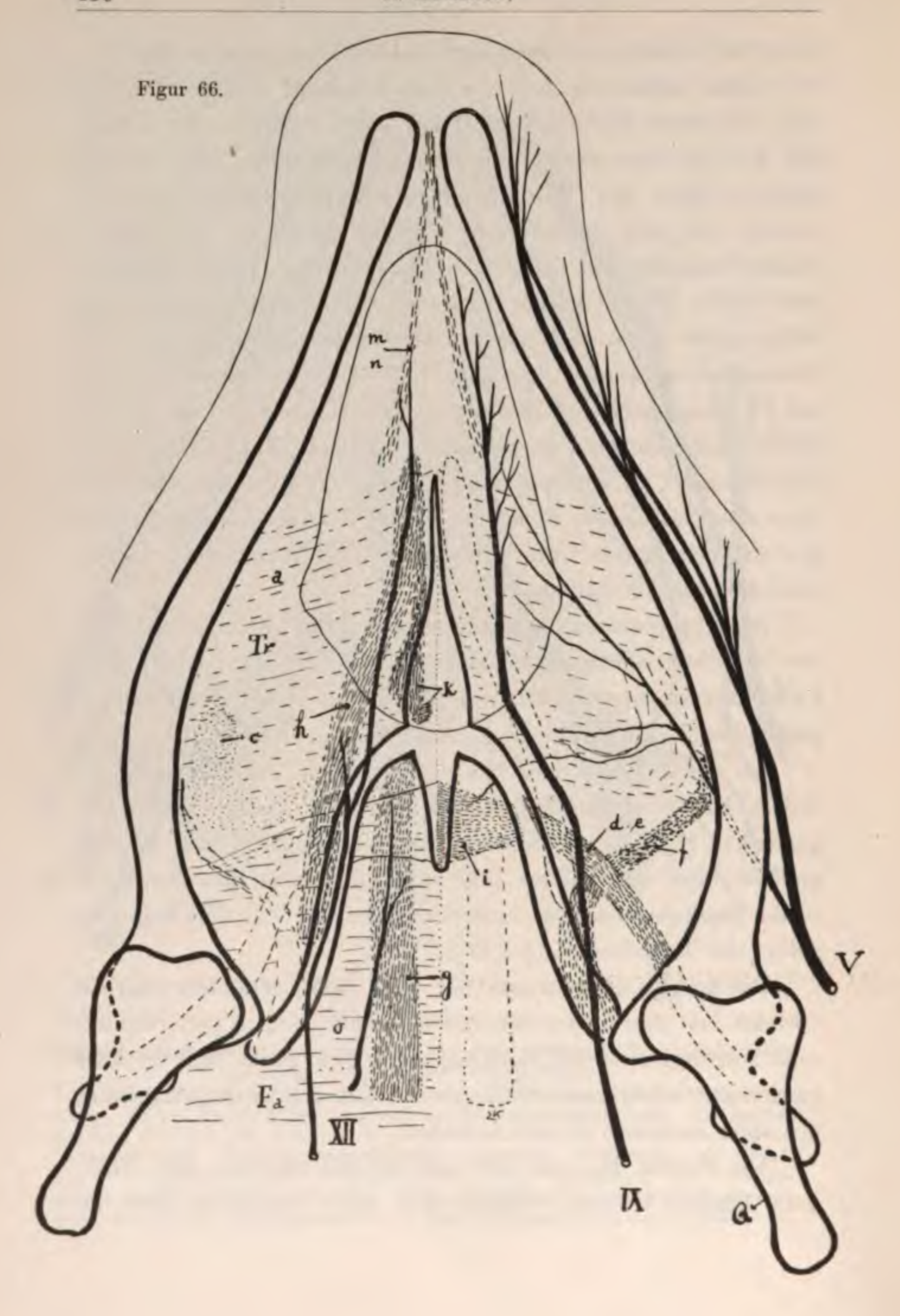
Die Hypoglossusmuskulatur ist bedeutsam verändert. Ebenso wie im letzten Stadium verhält sich die vordere nun vom Unterkiefer entspringende Muskulatur (H_1) die als Anlage des Musculus genioglossus und -hyoideus gedeutet werden musste.

An der medialen Seite des von hinten in die Zungengegend einstrahlenden Muskelblastem hat sich eine kleine Portion abgegliedert (H_3), die medianwärts konkav verlaufend sich der der anderen Seite sehr nähert und sich mit ihrem aboralen Ende in der Bindegewebsmasse verliert, die ventral von dem Kopulargebiet der Branchialknorpel liegt.

Die laterale Hauptmasse hat sich nicht verändert (H_2) sie verläuft von dem dritten Schlundbogenknorpel nach vorn, beiderseits konvergierend zur Zungengegend und endet oral in dem ganz leicht verdichteten Bindegewebe, das sich in der Umgebung der spitz endenden Copula befindet.

Die Portion H_4, die auf dem vorigen Stadium sich schon ganz ähnlich verhielt, verläuft von dem Winkel, in dem die

Figur 66.



dritten Bogenknorpel an der Copula ansetzen, jederseits an der ventralen Seite des Kehlkopfes und der Trachea hinunter. Sie sind durch einen ziemlich breiten bindegewebigen Streifen von einander getrennt. Man erkennt jetzt schon ganz deutlich, dass man es mit den definitiven Musculi thyreo-hyoidei (Prinz L. Ferdinand) zu tun hat, die allerdings diesen Namen durchaus nicht zu Recht führen, da sie weit bis in die Brustbeingegend hinunterreichen und besser Tracheo-hyoidei bezeichnet würden.

Von dem Hauptstamm des Nervus hypoglossus geht ein Zweig ab, der zu der Portion H_3 verläuft. Es muss wohl besonders hervorgehoben werden, dass die Verhältnisse am inneren Teil des dritten Schlundbogenknorpels besonders schwierig zu erkennen sind, weil gerade in diesem Stadium dort alles ganz besonders dicht neben- und übereinander liegt. Deswegen sind diese Gegenden auch an der Textfigur sehr schwer genau darzustellen. Zur Übersicht ist noch ein Querschnitt der Halsgegend eines ähnlichen Stadium in der Textfigur 69 beigegeben.

In dem weiterhin untersuchten Stadium XXVIII sind nun auch an der Trigeminusmuskulatur Veränderungen eingetreten. Zunächst reicht sie nicht mehr soweit oralwärts wie in den früheren Stadien, da offenbar der Kieferknorpel weit nach vorn gewachsen ist, ohne in gleichem Maſse diese Muskulatur mit-

Figur 66.
Zeichnerische Rekonstruktion der Zungenmuskulatur der Ente, Stadium XXVIII. Die Knorpel sind nicht besonders bezeichnet. Der Unterkieferknorpel ist deutlich von dem Quadratum getrennt. Die Reste des zweiten Schlundbogenknorpels sind überhaupt nicht gezeichnet. Von den Nerven sind auf der rechten Seite nur der Trigeminus (V) und der Glossopharyngeus (IX) mit seinem Zungenast auf der linken der Hypoglossus (XII) angegeben. Tr = Trigeminusmuskulatur mit den Abteilungen a, c und i. Fa = Facialismuskulatur mit den Portionen o, d, e. f = Glossopharyngeusmuskulatur, die von der medialen Seite des Unterkiefers entspringt. Die Hypoglossusmuskulatur besteht aus den Portionen m, n, h, k und g. Nähere Erklärungen dafür im Text. Die Zeichnung wurde bei 30facher Vergrösserung angefertigt und ist zur Reproduktion um $^1/_8$ verkleinert worden.

zunehmen. Dies hängt mit den früher schon erörterten Wachstumsverhältnissen des Schnabels zusammen. Weiter hat sich an der Stelle, wo diese Muskulatur noch immer mit der Facialismuskulatur zusammenhing, ein besonderer Muskel differenziert, der nun von dem medialen Gebiet des Unterkiefers entspringt und auf der dünnen Platte des übrig bleibenden Muskels aufliegt (von der Mundhöhlenseite her gerechnet). So ist hier also diese oberflächliche Trigeminusmuskulatur zweischichtig (Figur 68 a und c) geworden. Natürlich entspringt auch dieser Muskel nicht von dem Unterkieferknorpel, sondern, wie schon mehrfach erörtert, von dem Bindegewebe in der Umgebung des Knorpels, das später die Belegknochen des Unterkiefers liefert.

Ausserdem findet sich eine noch mehr dem Mundboden genäherte Muskulatur, die sich zwischen den beiden konvergierenden oralen Enden der dritten Schlundbogenknorpel quer ausspannt und ebenfalls von dem Nervus trigeminus einen Zweig erhält (Figur 68 i), die also auch von der Trigeminusmuskulatur abgespalten sein muss, obgleich ich den direkten Übergang nicht mit voller Sicherheit erkennen konnte.

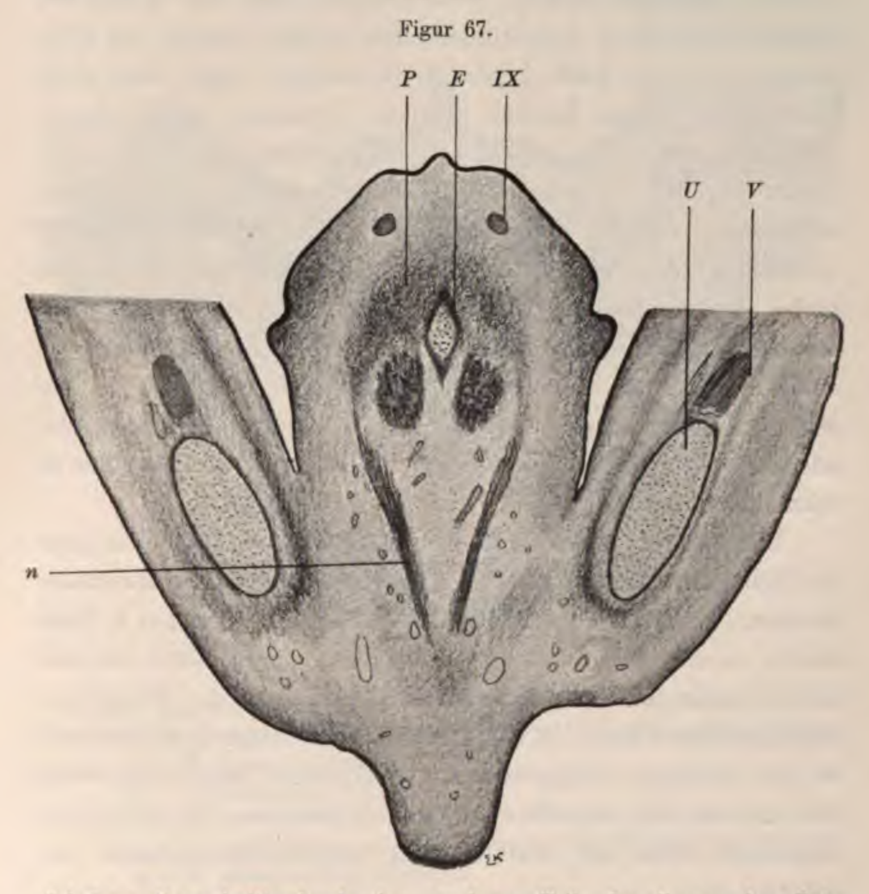
Die Facialismuskulatur besteht in der Hauptmasse aus dem breiten, aber sehr dünnen Musculus constrictor colli, der natürlich in der Textfigur 66 nicht in ganzer Ausdehnung gezeichnet ist (o) und aus einem schmalen Muskelstreifen, der den oralen Rand des Muskels bildet und die Verbindung mit dem aboralen Rand der Trigeminusmuskulatur herstellt.

Dazu kommt noch der schon im vorigen Stadium vorhandene Muskelstreifen, der von dem Unterkiefer entspringt und an der lateralen Seite des dritten Schlundbogenknorpels ansetzt, wie aus der Figur deutlich ersichtlich ist (d, e).

Auch die vom Nervus glossopharyngeus durchbohrte Muskulatur hat jetzt schon wesentliche Veränderungen erfahren, die durchaus für ihr weiteres Verhalten von Bedeutung sind. Sie

hat an der medialen Seite des Unterkiefers einen Ansatzpunkt erhalten, der auf der Figur ebenfalls leicht kenntlich ist (f). Schon im vorigen Stadium waren nahe Beziehungen dieses Muskels zu dem Bindegewebe in der Umgebung des Unterkiefers vorhanden, man konnte aber noch nicht von einem eigentlichen Ansatz daselbst sprechen.

Figur 67.



Schräger Querschnitt durch den vorderen Teil der Zunge der Ente, Stadium XXVIII, um den Musc. genioglossus (n) zu demonstrieren. P = Anlage des Paraglossale. E = vorderes Ende des Entoglossum, darunter Querschnitt der vorderen medialen Hypoglossusmuskulatur. U = Meckelscher Knorpel. V Trigeminus. IX Glossopharyngeus. Fast 30 fache Vergrösserung.

Die Hypoglossusmuskulatur lässt noch ganz deutlich die im vorigen Stadium erwähnten vier Portionen erkennen. H_1 ist jetzt mit m n bezeichnet und bietet weiter keine Veränderungen in seinem Verhalten. H_2 ist mit h markiert und ist in seinem aboralen Ende deutlich weiter an dem dritten Schlundbogenknorpel nach hinten gewandert, hat aber noch nicht ganz das hintere freie Ende erreicht. Sein aborales Ende, das in früheren Stadien vorn schon Anheftungsstellen an der Copula des Hyobranchialskelettes hatte, besitzt diese ebenfalls noch, aber nicht an dem jetzt schon deutlich hyalinen, medianen Stück, das in der Textfigur allein gezeichnet ist, sondern in dem neben diesem Knorpel liegenden verdichteten Bindegewebe, dessen Schicksale bei der Schilderung des Branchialskelettes selbst erwähnt wurden. Diese konnten, um die Abbildung nicht noch mehr zu komplizieren, hier nicht angegeben werden. In der Abbildung scheint der Muskel h vorn frei in der Zunge zu enden, was aber in Wirklichkeit nicht der Fall ist, da vor seinem Ende noch das erwähnte Gewebe liegt, an dem er also ansetzt. Diese Tatsache kann übrigens auch an der Textfigur 68 erkannt werden.

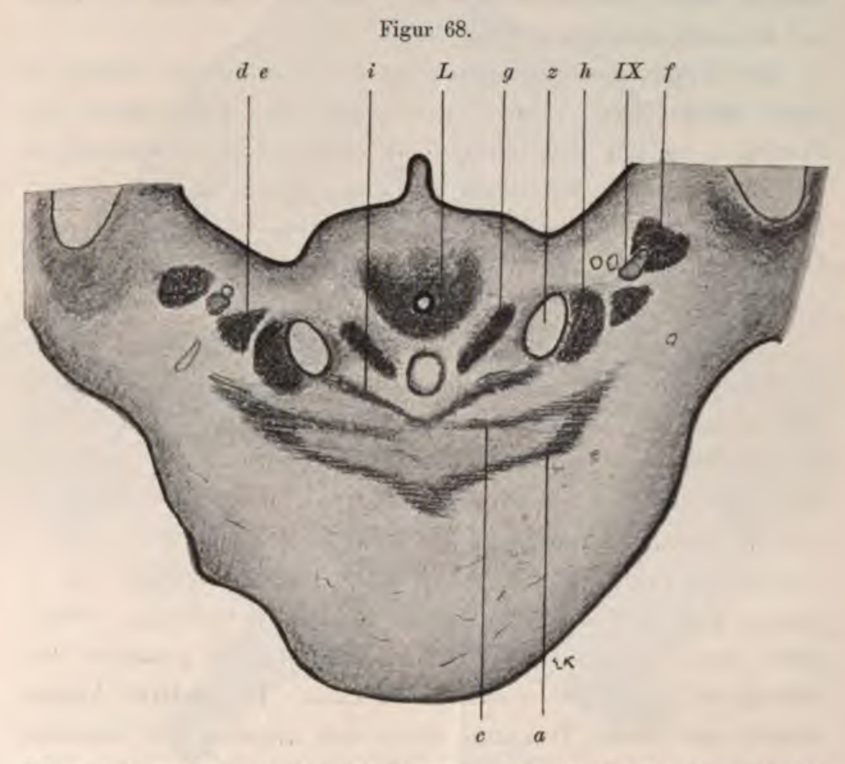
Die Portion H_3 ist nun von dem langen Muskel h ganz deutlich getrennt und ist jetzt mit dem Buchstaben k bezeichnet worden. Nur im vordersten Ende hängt die Portion k noch mit h zusammen und setzt also mit ihr gemeinsam an dem Bindegewebe an. Im aboralen Ende hängen die Muskeln k durch wenige Fasern in der Mittellinie zusammen, wie es auch in der Textfigur angegeben ist. Vergleicht man diese Stelle des Muskels mit derselben im vorigen Stadium, so ist deutlich ersichtlich, dass der Muskel nicht unerheblich oralwärts verschoben ist.

Die Portion H_4 ist jetzt mit g bezeichnet worden und liegt fast genau ebenso wie vorher. Sie entspringt in dem Winkel, in dem die dritten Schlundbogenknorpel an der Copula ansetzen,

und verläuft an dem Kehlkopf und der Trachea entlang noch weiter nach unten, als es in der Textfigur gezeichnet werden konnte.

Von den späteren Stadien, die noch mehrfach untersucht wurden, sollen nur zwei hier genauer beschrieben werden, weil

Figur 68.



Schräger Querschnitt durch den hinteren Teil des Kehlkopfes und die Zungenbeinmuskulatur der Ente, Stadium XXVIII, Vergrösserung ca. 32 fach.

f = M. keratomandibularis.
IX = N. glossopharyngeus.
h = N. keratohyoideus.
Z = Zungenbeinhorn, zwischen beiden vor dem Kehlkopf das Urohyale.
g = M. tracheo-laryngo-hyoideus.
L = Larynx (Trachea).
i = M. interkeratoideus.
de = M. hyomandibularis (medialis und lateralis)
a = M. mylohyoideus.
c = M. hyomandibularis transversus.

diese genügen, um die weitere Ausbildung der Muskulatur zu erläutern.

In dem Stadium XXXII fällt schon beim ersten Anblick die charakteristische Schnabelform des Unterkiefers auf. Damit hängen auch Verschiebungen der Ansätze und des Verlaufes der Muskeln zusammen (Fig. 70).

Die Trigeminusmuskulatur hat einen ähnlichen Verlauf in ihren Muskelfasern, wie bisher, und die Ausdehnung der Portion a ist aus der Textfigur 70 ohne weiteres verständlich.

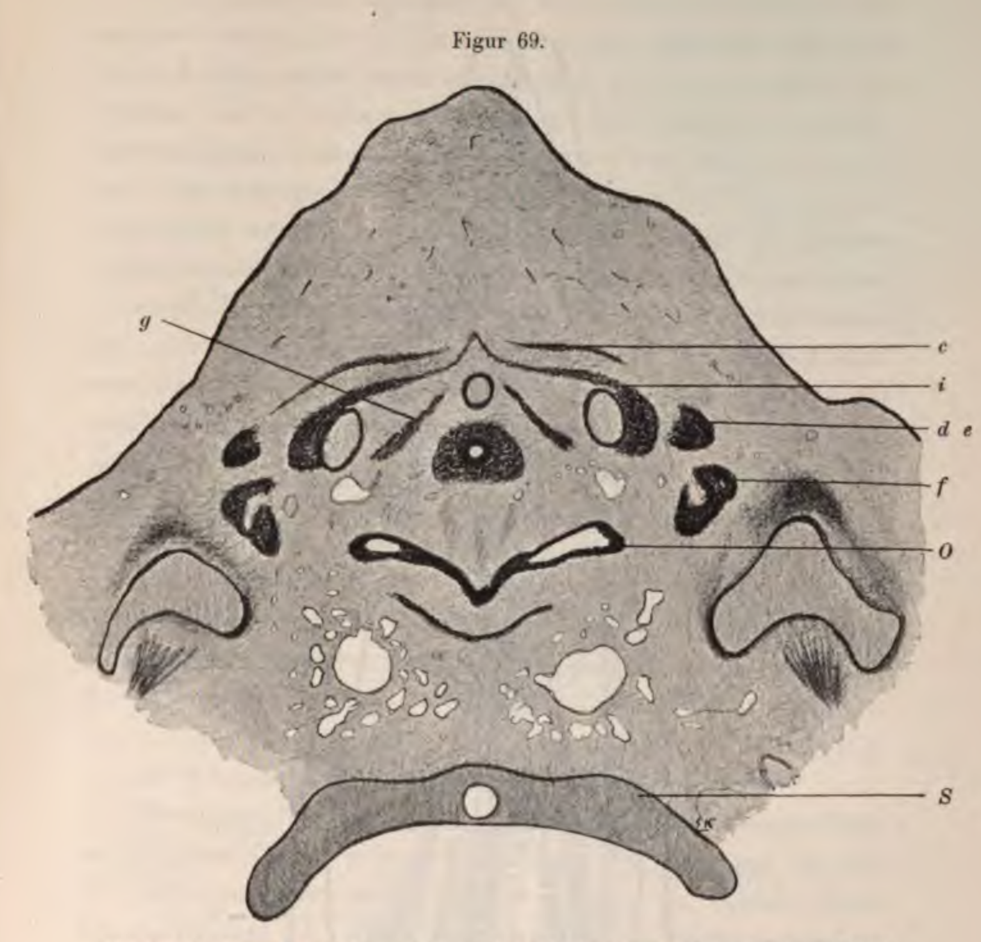
Die Portion c hat einen breiteren Ansatz an dem Unterkiefer und verläuft in dem grössten Teile ihrer Ausdehnung quer nach der Mittellinie hin, wo sie sich mit der anderen Seite ebenso wie Portion a in einer Raphe vereinigt.

Die Portion i, zu der, wie früher gesagt, ein Ast des Nervus trigeminus läuft, erhält auch in diesem Stadium einen Zweig von demselben Nerven, der am vorderen freien Rande des Muskels von dem Muskelnerven für c zu ihm hintritt.

Nun lässt sich allerdings nachweisen, dass dieser Muskel i, der im oralen Teil mit dem der anderen Seite ventral von der Copula des Branchialskelettes in einer Raphe vereinigt ist, in seinem aboralen Teil in die Muskelfasern des Musculus h übergeht, ohne dass man eine scharfe Trennung der genetisch verschiedenen Abschnitte durchführen kann. Bei anderen Vögeln scheint aber diese Trennung nach den Angaben der Literatur deutlicher zu sein, sodass man keinen Grund hat, hier etwa eine Verschmelzung entwickelungsgeschichtlich verschiedener Muskeln anzunehmen. Auch beim erwachsenen Tier sind die beiden Muskeln etwas schärfer getrennt.

Die Facialismuskulatur besteht aus den Portionen d, e und o. Über die Abteilung o, die in der Figur angegeben ist, braucht nichts weiter gesagt zu werden, sie ist der spätere Constrictor colli und hat schon fast vollständig seine definitive Form erreicht.

Figur 69.

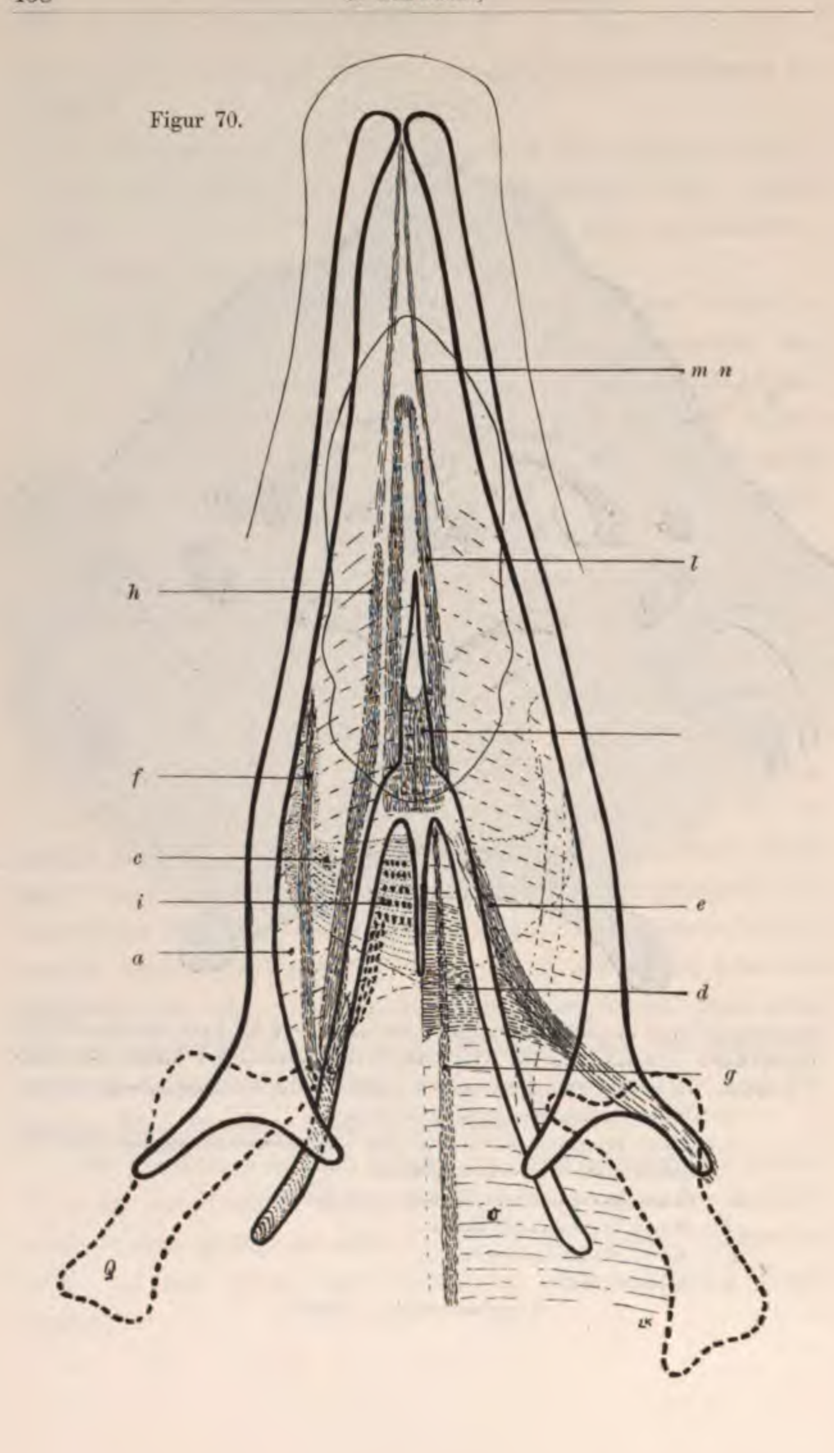


Horizontalschnitt durch den Anfangsteil des Halses von der Ente, Stadium XXVI. Querschnitt = Oesophagus (0), davor die Trachea, davor der hintere Stiel der Copula. In beiden Seiten davon die Querschnitte der Zungenbeinhörner.

c = Musc. hyomandibularis transversus.
i = Musc. interkeratoideus, mit ihm im Zusammenhang das Horn umfassend der M. keratohyoideus.
de = Musc. hyomandibularis (med. und lateralis).
f = Musc. keratomandibularis.
g = Musc. tracheohyoideus.
S = Schädelbasis.

Vergrösserung ca. 30 fach.

Figur 70.



Von grösserem Interesse ist die andere Portion, die im vorigen Stadium mit d e bezeichnet wurde, weil, wie man jetzt schon deutlich sehen kann, zwei Muskel aus ihr entstehen. Die Portion, die im vorigen Stadium an dem Knorpel des dritten Schlundbogens befestigt war, lag dorsal von dem Musculus h und zwar deswegen, weil dieser Abkömmling der Hypoglossusmuskulatur ventral von d sich an dem Knorpel aboralwärts entlang schiebt. Dadurch wird — wenn man es so bezeichnen darf — die primitivere Facialismuskulatur, von der sich d differenziert hat, von letzterem Muskel durch h getrennt und liegt ventral von ihm. Diese ventrale Facialismuskulatur hat sich nun an dem oralen Rande erheblich verdickt, hat ebenfalls einen Ansatzpunkt an derselben Stelle des Unterkiefers gefunden, setzt aber natürlich nicht an dem Knorpelskelett an, sondern ventral von dem hinteren Knorpelfortsatz in der Raphe, die auch von c und i benutzt wird, und vereinigt sich dann ebendort mit dem der anderen Seite. So zieht also der Musculus h zwischen diesen beiden Portionen des Facialismuskels hindurch nach vorn. An dem Ursprungspunkte am Unterkiefer sind beide Portionen fast untrennbar verbunden. Die ventrale Portion wird künftighin mit e bezeichnet und die dorsale mit d.

Die Glossopharyngeusmuskulatur (f) zeigt in diesem Stadium so recht deutlich die grossen Wachstumsverschiebungen, die nun vor sich gegangen sind. Man vergleiche die beiden Textfiguren 66 und 70. Über den Musculus ist kaum etwas zu

Figur 70.
Zeichnerische Rekonstruktion der Muskulatur der Zunge von der Ente, Stadium XXXII, vom Munde her gesehen. Die Knorpel des Unterkiefers und des Zungenbeins sind nicht bezeichnet. Q = Quadratum. Die Nerven sind nicht mehr hineingezeichnet, weil sie nichts besonderes mehr bieten. Die Trigeminusmuskulatur umfasst die mit a, c, i bezeichneten Muskeln. Zur Facialismuskulatur gehören o, d, e. Der Glossopharyngeusmuskel ist f, der immer noch vom Nerven durchbohrt wird. Hypoglossusmuskulatur ist m, n, k, l, h und g. Nähere Erklärungen siehe im Text. Die Originalzeichnung wurde bei ca. 17facher Vergrösserung aufgenommen, zur Reproduktion wurde sie um $^1/_5$ verkleinert.

sagen nötig, weil seine Verhältnisse in der Textfigur ganz leicht verständlich sind.

Die Hypoglossusmuskulatur besteht jetzt immer noch aus den vier Hauptportionen, die früher schon kenntlich waren. Über m n ist immer noch nichts besonderes zu sagen. Diese Portion ist mit zwei Buchstaben bezeichnet, weil aus ihr der Musculus geniohyoideus und der Musculus genioglossus werden.

Der Musculus h hat sich insofern weiter ausgebildet, als sein grösster vorderer Teil sehnig geworden ist (was übrigens in der Textfigur nicht besonders bezeichnet ist). Diese Sehne inseriert jetzt an einer knorpeligen Bildung, die an die Stelle des vorhin erwähnten Bindegewebes getreten ist, und als Paraglossale bezeichnet wurde. Wie die Präparate zeigen, setzt sie jederseits am hinteren lateralen Rande dieses Knorpels an. Die Sehne geht dann in einen Muskelbauch über, der noch nicht ganz bis an das hintere Ende des Hornes des Zungenbeins, aber doch schon weiter nach hinten, als vorher reicht.

Sehr wesentlich hat sich nun die Portion verwandelt, die im vorigen Stadium mit k bezeichnet wurde. Aus ihr ist durch bedeutendes Längenwachstum die jetzt mit k und l bezeichnete Bildung geworden. Ihre Form ist nicht wesentlich anders, als vorher, nur dass sie nicht mehr mit h zusammenhängt, sondern völlig selbständig medial von h liegt. Die aborale Portion k ist mit der der anderen Seite durch eine Raphe vereinigt, die vorderen Schenkel verlaufen weit oralwärts in die Zunge hinein, sind an der Spitze eine kleine Strecke miteinander verschmolzen und enden in einem medianen bindegewebigen Strang, der sich nach hinten in die erwähnten Knorpelbildungen fortsetzt. Sie enden an einer Art Septumbildung des vordersten Zungenabschnittes.

Die vierte Portion, die mit g bezeichnet ist, zieht genau in der gleichen Weise wie in dem vorigen Stadium an dem Larynx und der Trachea entlang.

Der älteste für die Muskulatur benutzte Embryo zeigt nun folgende Verhältnisse, die in der Textfigur 71 wiedergegeben sind.

Die Trigeminusmuskulatur zeigt wieder die Portion a, die aber bei weitem nicht mehr so weit oralwärts reicht, wie in vorhergegangenen Stadien; die Portion c zeigt gar keine wesentlichen Veränderungen, nur dass sie verhältnismäfsig schmaler geworden ist. Auch die mit i bezeichnete Muskulatur ist nicht irgend erheblich verändert.

Von der Facialismuskulatur ist zu bemerken, dass der Constrictor colli auf der Zeichnung fortgelassen ist, weil er weiter kein Interesse hat, wie beim vorigen Stadium schon erwähnt wurde.

Die Muskeln d und e zeigen insofern eine Weiterbildung, als sie bis zu ihrem Ursprung am Unterkiefer differenziert sind, was auch in der Zeichnung zum Ausdruck kommt. Der Musculus d setzt nicht nur in der bekannten Raphe an, sondern auch noch an den medialen Seiten der Zungenbeinhörner, was im vorigen Stadium noch nicht so deutlich war. Der Musculus e hat sich nicht verändert.

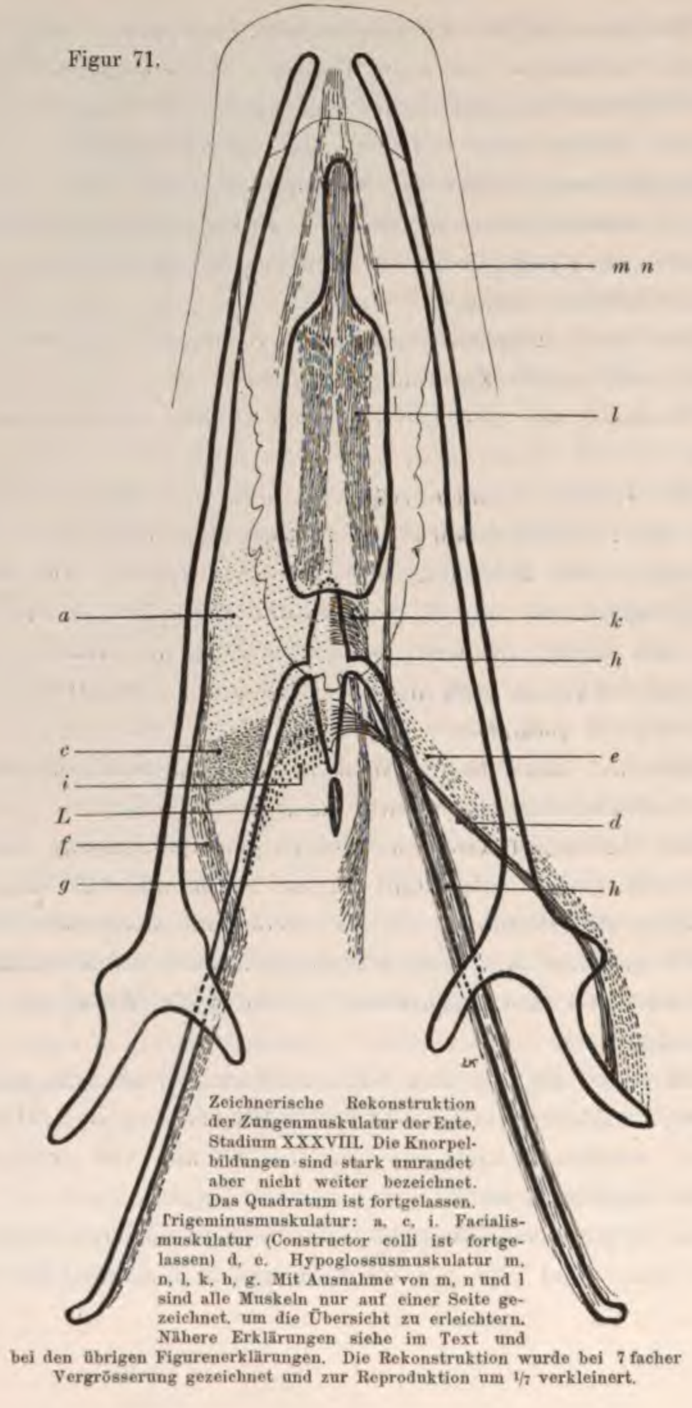
Zwischen diesen beiden Muskeln zieht die Sehne des Musculus h hindurch, genau so wie im vorigen Stadium.

Der Musculus f wird vom Nervus glossopharyngeus durchbohrt, wie bisher, er zerfällt an der Stelle auf eine längere Strecke in zwei Portionen, die aber weder oral noch aboralwärts dauernd getrennt sind. Sein Ursprung hat sich etwas oralwärts am Unterkiefer hin ausgedehnt, in ähnlicher Weise wie der Ursprung von c.

Die Äste, die von dem Nerven für den Muskel abgegeben werden, kommen nicht innerhalb des Muskels von dem Hauptstamm, sondern entspringen von dem Stamm, ehe er in den Muskel eingetreten ist.

Die Hypoglossusmuskulatur ist auch leicht wiederzuerkennen. Noch immer sind sehr gut die Portionen m n ausgebildet, sie

Figur 71.



Zeichnerische Rekonstruktion der Zungenmuskulatur der Ente, Stadium XXXVIII. Die Knorpelbildungen sind stark umrandet aber nicht weiter bezeichnet. Das Quadratum ist fortgelassen. Trigeminusmuskulatur: a, c, i. Facialismuskulatur (Constructor colli ist fortgelassen) d, e. Hypoglossusmuskulatur m, n, l, k, h, g. Mit Ausnahme von m, n und l sind alle Muskeln nur auf einer Seite gezeichnet, um die Übersicht zu erleichtern. Nähere Erklärungen siehe im Text und bei den übrigen Figurenerklärungen. Die Rekonstruktion wurde bei 7 facher Vergrösserung gezeichnet und zur Reproduktion um 1/7 verkleinert.

strahlen in verschiedener Weise in die Zungengegend hinein. Eine Portion setzt an den Seitenrändern der neuen Knorpelbildung (Paraglossale) an und entspricht dem Verlaufe nach dem Musculus genioglossus der Säuger, obgleich der Muskel bei der Ente nicht in die Masse der Zunge einstrahlt, sondern am Knorpel ansetzt; die andere Portion verläuft parallel dem Mundboden nach hinten und ihre Muskelfasern verlieren sich in dem Bindegewebe, das als Fortsetzung des M. intermandibularis (a) zwischen dem vorderen Kieferwinkel liegt, denn es wurde schon erwähnt, dass dieser Muskel nicht weit nach vorn reicht.

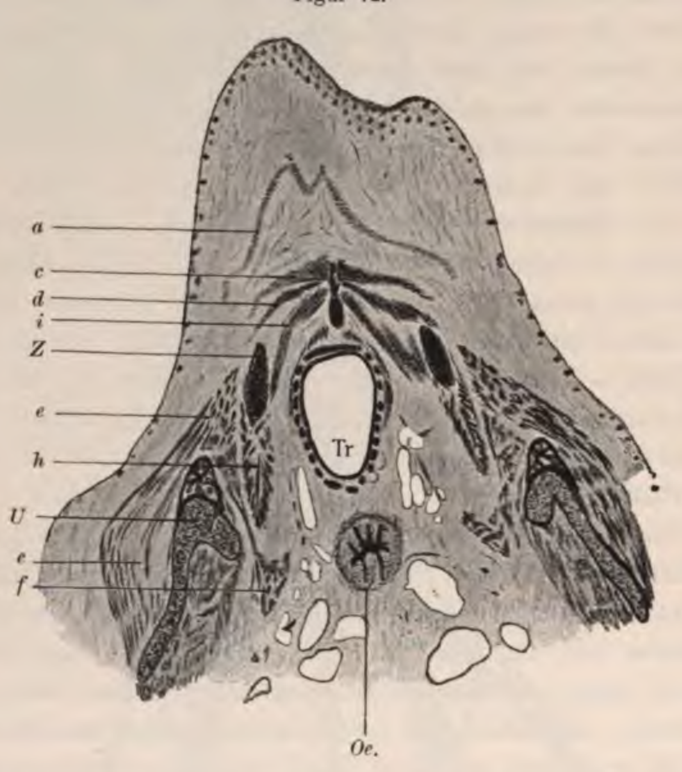
Der Musculus h kommt jetzt von dem ganzen Zungenbeinhorn, er liegt unter dem Muskel f und umhüllt ebenso wie dieser das ganze Horn, das sehr viel länger geworden ist und die starke Umkrümmung am hinteren Ende zeigt, von der noch die Rede sein wird. Der vordere Teil ist sehnig, wie die Figur auch angibt, und setzt lateral an der hinteren Partie der in der Zunge liegenden mächtigen Knorpelbildung an, von der schon mehrfach die Rede war.

Die medianen Portionen (k l) haben sich nicht unwesentlich verändert. Der Muskel l entspringt von der ventralen konkaven Fläche der Knorpelbildung, an der er nun einen festen Ansatz gefunden hat, und geht mit dem der anderen Seite konvergierend nach vorn über die Knorpelbildung hinaus. Dort wird er sehnig; die platten und breiten Sehnen hängen auf eine kurze Strecke zusammen und dann liegen unter dem vorderen zungenförmigen Ende des Paraglossale, z. T. an ihm ansetzend, Muskelfasern, die im vordersten Teil als Sehnen in das Bindegewebe der Zungenspitze ausstrahlen. Man kann dann die mittlere Sehne als Zwischensehne zwischen zwei muskulösen Partien auffassen. Beim erwachsenen Tier besteht die vorderste Muskelmasse nicht mehr; die ganze unter dem zungenförmigen Fortsatz liegende Masse ist wieder sehnig geworden.

Die Portion k, die aboral von der vorigen liegt, hängt in

einem ganz kleinen lateralen Bezirk mit ihr zusammen, wie auch die Textfigur 71 erkennen lässt. Sie hängt in der Mittellinie noch mit der der anderen Seite zusammen.

Figur 72.



Querschnitt durch die Gegend des unteren Endes des Urohyale der Ente, Stadium XXXVIII.

a = M. mylohoideus.
c = M. hyomandibularis transversus.
d = M. hyomandibularis medialis.
e = M. hyomandibularis lateralis.
f = M. ceratomandibularis.
h = M. ceratohyoideus.
i = M. interceratoideus.
Z = Zungenbeinhorn.
U = Kiefer.

Die Portion g zeigt keine Veränderungen, nur schmiegt sie sich, etwas platter geworden, dem nun grösseren Umfang der Trachea inniger an.

Es handelt sich nun darum, die so weit verfolgten Muskeln mit denen des erwachsenen Tieres zu vergleichen (Fig. 73). Die grosse Schwierigkeit, die sich zunächst dabei einstellt, ist in der Nomenklatur begründet. Es ist nicht meine Absicht, alle Synonyma aufzuzählen, sondern ich will mich darauf beschränken, die Namen, die sich bei Bronn (91) und beim Prinz Ludwig Ferdinand von Baiern (L. F.) finden, zu berücksichtigen. Die meisten Synonyma sind bei Bronn (Br.) zusammengestellt und dort nachzusehen.

Es ist selbstverständlich, dass wir in derselben Weise vorgehen, wie wir die Entwickelung dargestellt haben, d. h. es werden die von gleichen Nerven versorgten Muskeln zusammengestellt.

Beginnen wir mit der Trigeminusmuskulatur.

1. Musculus Mylohyoideus (L. F.) Mylohyoideus anterior (Br.).

Er entspringt von der Innenfläche des Unterkiefers und ist im wesentlichen von querer Faserrichtung, beide Muskeln sind durch eine dünne Raphe vereinigt. Bei der Ente ist er schwach entwickelt und reicht nicht bis zum vorderen Winkel der Unterkieferhälften. Obgleich er keine direkte Beziehung zum Zungenbein hat, mag er diesen Namen behalten, da doch mitunter diese Verbindung vorkommt. Bei der Ente müsste er eigentlich Intermandibularis genannt werden.

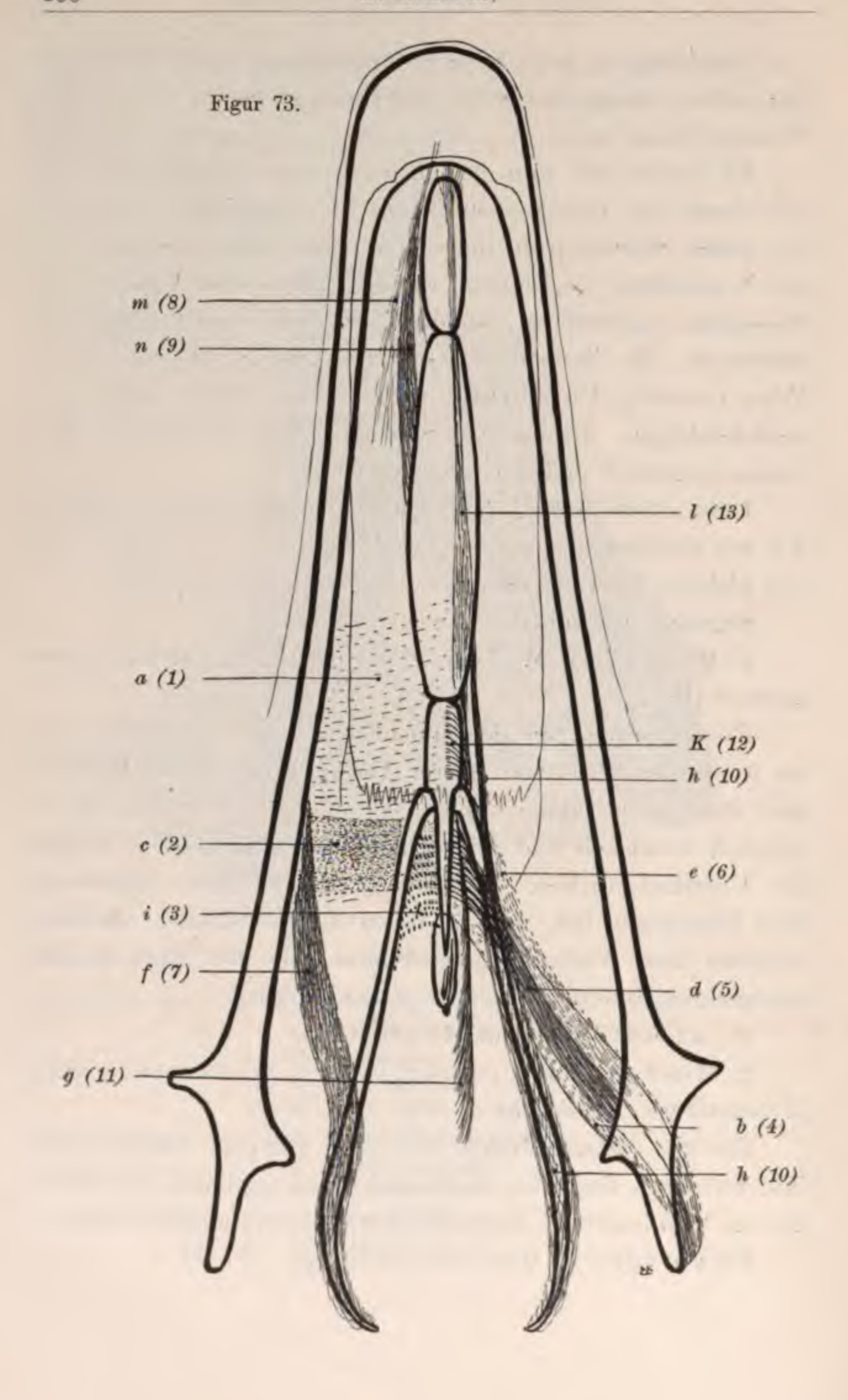
Er entspricht dem Musculus a.

2. Musculus hyomandibularis transversus (m). Hyomaxillaris transversus (L. F.)

Ein viel dickerer Muskel, der dorsal von dem vorigen unter ihm verborgen liegt, dieselbe Faserrichtung zeigt und eine Breite von ca. 1 cm besitzt. Er liegt nahe dem hinteren Rande des vorigen.

Er entspricht dem Musculus c.

Figur 73.



3. Musculus interkeratoideus (m) Ceratohyoideus medialis (L. F.) Ceratohyoideus (Br.)

Er entspringt von dem oralen Abschnitt der medialen Seite des Hornes des Zungenbeines, hat einen annähernd frontalen Faserverlauf und beide Muskel vereinigen sich in einer Raphe ventral von dem hinteren Stiel des Zungenbeines.

Er ist nicht, wie Gadow (91) meint, eine Abgliederung von seinem Ceratoglossus, der vom Hypoglossus innerviert wird, sondern gehört zur Trigeminusmuskulatur.

Er entspricht dem Musculus i.

Facialismuskulatur.

Figur 73

Schematische Darstellung der Zungenmuskulatur der erwachsenen Ente. Die Originalfigur ist bei ca. doppelter Grösse gezeichnet. Zur Reproduktion ist die Figur ca. um $^1/_4$ verkleinert worden. Obgleich die Figur schematisch gehalten ist, sind die Verhältnisse der einzelnen Teile korrekt, sodass man diese Figur mit den früheren vergleichen kann. Auch die Ansicht dieser Figur ist von der Mundhöhle aus. Der Unterkieferknochen und das Zungenbein ist nur dick schwarz konturiert, sonst nicht bezeichnet. Die Zungenbeinhörner erscheinen hier kürzer, als sie in Wirklichkeit sind, da sie nach oben stark in die Höhe gebogen sind. Die Knochen sind z. T. durchsichtig gedacht. Das Quadratum ist nicht gezeichnet. Zur Herstellung der Figur wurde eine Röntgenaufnahme benutzt. Die proximalen Teile des Unterkiefers sind etwas auseinandergezogen, damit die dort liegenden Bildungen übersichtlicher dargestellt werden konnten.

1. (a) = M. mylohyoideus.
2. (c) = M. hyomandibalaris transversus.
3. (i) = M. interkeratoideus.
4. (b) = M. constrictor colli (doch ist nur die im Text erwähnte Portion b gezeichnet).
5. (d) = M. hyomandibularis medialis.
6. (e) = M. hyomandibularis medialis.
7. (f) = M. keratomandibularis.
8. (m) = M. geniohydoideus.
9. (n) = M. genioglossus.
10. (h) = M. keratohyoideus.
11. (g) = M. tracheo-thyreo-hyoideus.
12. (k) = M. hyoglossus posterior.
13. (l) = M. hyoglossus anterior.

4. Musculus constrictor colli (Br.)

Dieser Muskel sei hier nur kurz erwähnt, er ist mit o bezeichnet. Von Bedeutung ist seine orale Randpartie; diese besteht aus einem bei der Ente ziemlich platten, etwas dickeren Bündel als sonst der Constrictor colli ist, das an der Raphe ventral vom hinteren Zungenbeinstiel breitsehnig endigt; sie ist mit b bezeichnet (Textfig. 73); sie schliesst sich in ihrem Verlaufe an den aboralen Rand des folgenden Muskels an.

5. Musculus hyomandibularis medialis (m)

M. Hyomaxillaris superficialis medialis (F. L. F.).

M. serpihyoideus (Br. Gadow).

Er entspringt mit 6 zusammen von der Aussenfläche des hinteren Abschnittes des Unterkiefers und endet am medialen Teile des Zungenbeinhornes, da wo es an der Copula ansetzt, am Bindegewebe ventral vom Larynx, wo eine Verbindung mit dem der anderen Seite gebildet wird; diese Raphe ist an dem hinteren Stiel des Zungenbeines angeheftet

Er entspricht dem Musculus d.

6. Musculus hyomandibularis lateralis (m).

M. hyomaxillaris superficialis lateralis (L. F.)

M. stylohyoideus (Br. Gadow).

5 + 6 = M. mylohyoideus posterior (Br. Gadom).

Wahrscheinlich entspricht der Muskel (wohl zusammen mit Portio b) dem M. stylohyoideus der höheren Tiere. Sein Ursprung ist aber nicht das Derivat des zweiten Schlundbogens (Proc. styloides), sondern der hintere Teil des ersten Schlundbogens (Belegknochen des Unterkiefers).

Er entspringt mit dem vorigen vereint vom Unterkiefer und setzt sich an die dorsalen, oralen Teile des Hornes des Zungenbeines an. Sein Ansatz ist von dem des vorigen Muskels durch die Sehne des Musculus h getrennt.

Er entspricht dem Musculus e.

Glossopharyngeusmuskulatur.

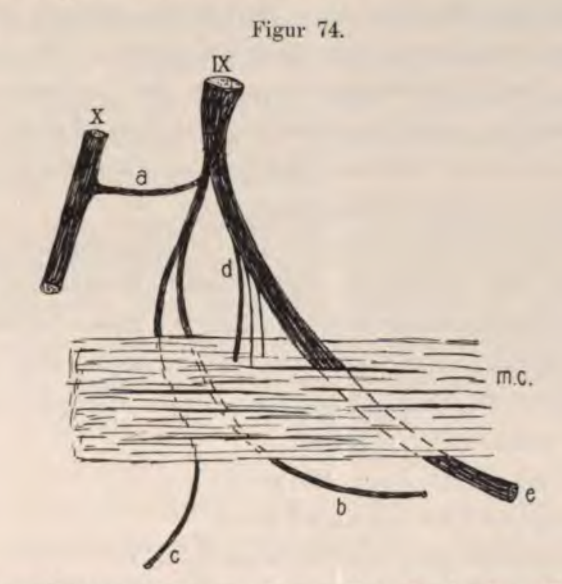
7. Musculus keratomandibularis (m).

M. hyomaxillaris profundus (L. F.)

M. geniohyoideus (Br.)

Er entspringt von dem medialen Rande des Unterkiefers und zieht nach hinten an das Horn des Zungenbeines, das er bis zur Spitze hin umhüllt. Er kann, wenn man ihn seiner physiologischen Wirkung nach bezeichnen will, als Musculus protractor linguae benannt werden.

Figur 74.



Nervus glossopharyngeus der erwachsenen Ente (nach einem Präparat), von der medialen Seite gesehen. IX = Nervus glossopharyngeus mit dem untersten Ende des Ganglion. Von dem Hauptstamm geht a ab zum Nervus vagus (X), b und c von einem gemeinsamen stärkeren Ast; b geht zum Larynx, c geht zum Schlunde; beide Zweige liegen unter dem Musculus ceratomandibularis (mc), zu dem sie keine Beziehungen haben. Ast e ist der Stamm, der den Muskel durchlocht, aber vorher bei d drei Äste in den Muskel hineinsendet. Vergrössert.

Er wird im vorderen Teile seines Verlaufes von dem Nervus glossopharyngeus durchbohrt, dort gehen aber die Muskeläste nicht ab, sondern eine nicht unbeträchtliche Strecke, ehe der Nerv den Muskel erreicht. Die Textfigur 74 wurde nach einem

Präparat der erwachsenen Ente angefertigt. Um möglichst alle Nerven zu finden, wurde das Bindegewebe mit Essigsäure aufgehellt und alle die bei d in den Muskel gehenden Äste mikroskopisch untersucht. Ausserdem hatte ich an den Serien älterer Embryonen ebenfalls mit Sicherheit nachgewiesen, dass vom Glossopharyngeus Äste in den Muskel hineingehen.

Gadow sagt, dass »einige Nervenäste aber nur scheinbar« aus dem N. glossopharyngeus zum Muskel treten. Ich habe keine Beziehungen des Muskels zum Nervus hypoglossus feststellen können, trotz mehrfacher genauester Präparation. Ich muss also annehmen, dass der Glossopharyngeus der motorische Nerv dieses Muskels ist, wofür ja auch die ganze Entwickelung spricht, denn man sieht vom frühesten Stadium an diese Muskelblastemmasse an dem N. glossopharyngeus.

Wenn Gadow den Muskel als Geniohyoideus bezeichnet, so kann das nur irreführen, denn diesem Muskel der höheren Tiere ist er absolut sicher nicht homolog. Besser ist schon der Name mylokeratoideus (Nitzsch). Ich möchte aber bei der oben gewählten Bezeichnung bleiben; auf die übrigen Synonyma wollen wir nicht weiter eingehen.

Er entspricht dem Musculus f.

Hypoglossusmuskulatur.

8. Musculus geniohyoideus (L. F.)

Ich fasse unter diesem Muskel die von der Innenseite der Unterschnabelspitze entspringenden Muskelfasern auf, die parallel dem äusseren Mundboden verlaufen und sich in dem Bindegewebe verlieren, das sich gewissermaſsen als Fortsetzung des dort fehlenden M. mylohyoideus im vorderen Abschnitt des Unterkieferwinkels diaphragmaartig ausspannt. Natürlich liegen aber die Muskelfasern des Musculus geniohyoideus dorsal auf dieser Bindegewebsplatte.

Dieser Muskel sowie der folgende ist bei der Ente schwach entwickelt, bei den Embryonen aber verhältnismäſsig viel

stärker, als bei dem erwachsenen Tier. Die mehrfachen Angaben, dass der Muskel den Lamellirostrern fehlt, ist also falsch, er ist ebenso, wie der folgende übersehen worden.

Es entspricht dem Musculus m.

9. Musculus genioglossus (L. F.)

8 + 9 = M. genioglossus (Gadow Br.)

Zu diesem Muskel rechne ich alle die Fasern, die mit dem vorigen gemeinsam entspringen, aber an die vorderen und mittleren Teile des Zungenbeins gehen. Sie setzen sich an die seitlichen Ränder der Knorpel bezw. Knochen an; aber es strahlen keine Fasern wie bei dem gleichnamigen Muskel der Säugetierein die Zunge selbst aus.

Wenn man diesen Muskel und den vorigen zusammen als Genioglossus bezeichnen will, wie es Gadow tut, so ist dagegen nur einzuwenden, dass dann der primitivere M. geniohyoideus fehlen würde, was unwahrscheinlich ist. Deswegen habe ich diese beiden Muskel unterschieden, so schwer beim erwachsenen Tier die Trennung unter Umständen sein mag.

Er entspricht dem Musculus n.

10. Musculus keratohyoideus.

M. keratohyoideus lateralis (L. F.)

M. keratoglossus (Br.)

Er entspringt von dem Horn des Zungenbeines, dieses vollständig umfassend und inseriert am hinteren Teil des lateralen Randes des vorderen knöchernen Teiles des Zungenbeines mit einer runden dünnen Sehne. Diese Sehne verläuft zwischen den beiden Muskeln 5 und 6 (d und e).

Er entspricht dem Musculus h.

11. System des Musculus sternohyoideus (Br.)

Zu ihm gehört:

a) M. sternohyoideus (Apteryx).

b) M. cleidohyoideus (Posthemadera, Ptilotis, Pici).

c) Dieselben Muskeln, die aber nicht die Brust erreichen, sondern an der Halshaut befestigt sind (Papageien).

d) M. Tracheohyoideus (von der Trachea zum Zungengerüst) Nectarinia, Pici, Grallae, Rasores, Raptores, Rhea etc.)

e) M. Thyreohyoideus (vom Larynx, zum Teil auch von der Trachea zum Zungenbein) Anser, Gallus, Rasores, Ptilotis, Rhea, Sphenodiscae) (Br. Gadow).

Die Ente besitzt einen weit von den Trachea kommenden Muskel, der dort am Zungenbein ansetzt, wo sich das Horn befestigt. = Musculus tracheo-thyreohyoideus (m).

Er entspricht dem Musculus g.

12. Musculus hyoglossus posterior (L. F.)

Musculus hypoglossus obliquus (Br.)

Entspringt von dem Kopulateil des Zungenbeines, an dem die Zungenbeinhörner ansetzen und setzt an dem hinteren Rande des davor gelegenen unparen Zungenbeinknochens an. Die teilweise frontal verlaufenden Muskelfasern gehen ventral um die Copula herum und vereinen sich in der Mittellinie.

Er ist mit Musculus k bezeichnet.

13. Musculus hyoglossus anterior (L. F.)

M. hypoglossus rectus. (Br.)

Er liegt ebenfalls an der ventralen Seite der Zunge und entspringt von dem vorderen knöchernen Teil der Kopulabildung als schmaler dünner Muskel. Beide Muskel sind durch einen schmalen Zwischenraum getrennt, ihre Fasern convergieren aber nach vorn und gehen in sehr dünne Sehnen über, die vorn teilweise zusammenhängend unter dem vordersten knorpeligen Abschnitt der Copula zur Zungenspitze ausstrahlen. Er ist der einzige wirkliche Zungenmuskel, da er dicht unter der Schleimhaut der Zunge endet. Die vordere muskulöse Partie, die sich noch bei dem ältesten Embryo fand, konnte beim erwachsenen Tier nicht mehr nachgewiesen werden.

Er entspricht dem Musculus l.

Entwickelung der Nerven.

Sehr wesentliche Angaben über die Entwickelung der Nerven mussten natürlich schon bei der Beschreibung der Zungenmuskulatur gegeben werden.

Ich kann deswegen auf eine vollständige Darstellung aller Einzelheiten verzichten und will nur einige wichtige Punkte herausgreifen.

Entsprechend den früher gegebenen Gesichtspunkten muss ich verzichten auf die allerersten Anlagen der Nerven einzugehen. Als Grundlage der Betrachtungen kann das Stadium gewählt werden, das in der Beschreibung der Muskulatur erwähnt wurde und in der Textfigur 75 abgebildet ist.

Für unsere Gegend kommen in Betracht: der Nervus trigeminus, der Nervus facialis, der Nervus glossopharyngeus und der Nervus hypoglossus.

In der Abbildung haben die ersten drei Nerven die typische primitive Lage.

Der Trigeminus liegt in dem ihm zugehörigen Muskelblastem. Er gehört dem ersten Schlundbogen an. Natürlich beschäftigen wir uns hier nur mit dem Ast, der für unsere Gegend in Betracht kommt. Dieses Muskelblastem ist zunächst gemeinsam für die Kaumuskulatur und die Zungenmuskulatur[1]), soweit letztere vom Trigeminus innerviert wird. Erst die Entwickelung des Unterkieferknorpels scheidet die Kaumuskeln definitiv ab, die dann dorsal von diesem Skelettstück liegen.

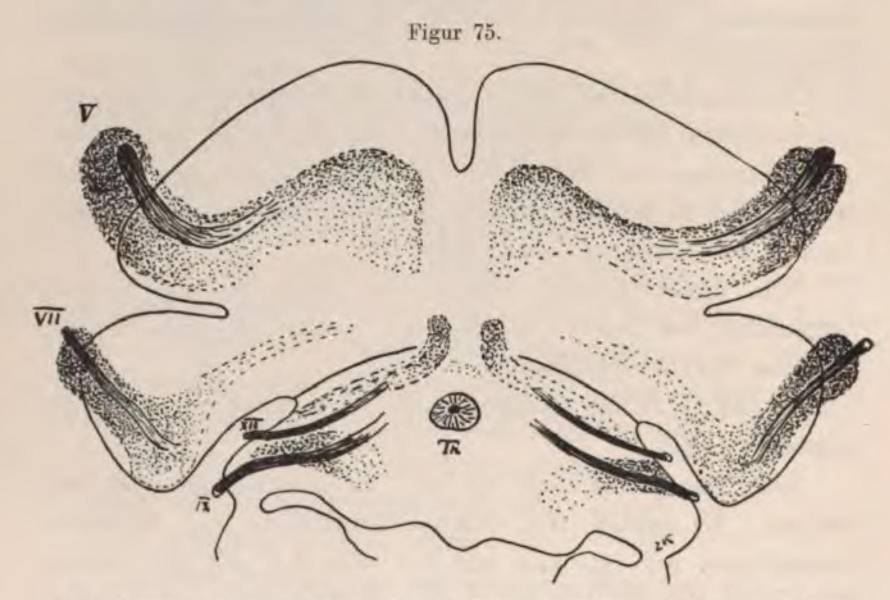
Der Nervus trigeminus wächst allmählich mit der Muskulatur, an die er von der lateralen Seite tritt, bis er an die Stelle kommt, die der in der Abbildung dargestellten entspricht, um dann

[1]) Es sei gestattet, mitunter diese allgemeine Bezeichnung für die im vorigen Abschnitt geschilderten Muskeln zu gebrauchen, obgleich ich natürlich sehr wohl weiss, dass eine ganze Reihe der darunter aufgezählten Muskeln durchaus nicht zu den eigentlichen Zungenmuskeln zu rechnen sind.

weiter nach vorn zu wachsen, immer genau den Wanderungen der Muskulatur folgend.

Im zweiten Schlundbogen liegt das Muskelblastem des Nervus facialis, der sich genau so, wie der Trigeminus an die laterale Seite begibt; auch er beteiligt sich ja nur zum geringen

Figur 75.



Muskelanlagen von der Ente, Stadium XII. Gezeichnet nach einer Rekonstruktion auf Glastafeln. Natürlich sind alle Teile auf die Papierebene projiziert worden, und daher treten die plastischen Verhältnisse nicht so hervor wie an der Rekonstruktion, was bei allen Muskelrekonstruktionsbildern wohl zu beachten ist. Man sieht bei allen diesen Abbildungen von oben, also vom Munde her, auf die Darstellung.

V = N. trigeminus mit seiner Muskulatur im ersten Schlundbogen.
VII = N. facialis mit seiner Muskulatur im zweiten Schlundbogen.
IX = N. glossopharyngeus mit seiner Muskulatur im dritten Schlundbogen.
XII = N. hypoglossus mit seinem schon oralwärts etwas vorwachsendem Blastem seiner Muskulatur.
Th = Thyreoideaanlage.

Vergrösserung ca. 60 fach.

Teil an der uns speziell interessierenden Muskulatur, indem sein Hauptmuskel, der Constrictor colli ja weit am Halse und am Kopf entlang zieht.

Im dritten Schlundbogen liegt der Glossopharyngeus, der ebenfalls eine allerdings wesentlich geringere Muskelblastemmasse versorgt, die für die Zunge, wie wir gesehen haben, einen Muskel abgibt. Auch er hat wie alle anderen Nerven die Tendenz, nach vorn oralwärts in die Zunge hineinzuwachsen, wie die Abbildung gut erkennen lässt.

Nicht in seiner primitivsten Ausbildung ist der Nervus hypoglossus zu erkennen, der schon in seiner Muskelanlage endet, die, wie wir oben auseinandergesetzt haben, und wie auch bei den Reptilien beschrieben wurde, von ihren Bildungsstätten weit nach vorn gewachsen ist. Ihre Wachstumsrichtung ist an der Figur gut zu verstehen und ihr entspricht auch die Wachstumsrichtung des Nerven. Insofern zeigt er allerdings noch einen primitiven Zustand, als er von der medialen Seite in seine Muskelanlage hineinwächst, worauf Corning hingewiesen hat, und worin ein Unterschied zu finden ist von den übrigen genannten Nerven, in deren Blastem noch die ursprüngliche Abkunft von der Wand des Branchiocoeloms zu erkennen ist.

Wie bei diesem Nerven, so verschwinden auch bei den übrigen diese primären Lagebeziehungen bald, da die sich stark vermehrende Muskelanlagezellen um den Nerven herumwachsen, sodass dann das erste Bild verwischt wird.

Weiter kommt kein Nerv für unsere Gegend in Betracht.

Wir wollen nicht durch alle einzelnen Stadien die weiteren Schicksale der Nerven genau darstellen. Ein Blick auf die Abbildungen der Muskelentwickelung orientiert auch zugleich über die Nerven, die vielfach den Muskelwanderungen folgen.

Die Bilder zeigen, dass der Trigeminus einen ausserordentlich starken Ast für den ersten Schlundbogen abgibt, der reichliche

weitere Äste zur Versorgung der Haut mit sensiblen Ästen entsendet, die zu Anfang ziemlich denselben Charakter in der Verästelung wie in späteren Stadien zeigen. Bedeutend kleiner ist der Nerv, der vom Trigeminus zum eigentlichen Boden der Mundhöhle abgegeben wird, der dann auch seine Muskulatur innerviert. Während wir ohne Schwierigkeit in dem Hauptunterkieferast den Ramus alveolaris inferior wieder erkennen, muss auffallen, dass ein ähnlich starker Nervus lingualis fehlt, ja dass überhaupt kein Ast für die eigentliche Zunge abgegeben wird. Freilich gibt dieser kleine Ast, der als N. mylohyoideus bezeichnet werden muss, einige sensible Nerven für die Unterzungengegend ab, die schliesslich auch zur Zunge gehört, aber doch keinen für die Zunge selbst. Und wenn er auch einige Zweige für die Zunge abgeben würde, so könnten diese immer noch nicht dem Nervus lingualis entsprechen. Dieser fehlt also vollständig, was um so auffallender sein muss, als doch ebenso wie bei den Reptilien, wo dieser Ast vorhanden ist, ein Gebiet des ersten Schlundbogens zum Aufbau der Zunge verwendet wird. Ich habe auch in früheren Stadien keinen Ast finden können, der als Lingualis hätte bezeichnet werden können.

Dadurch wird auch das Verhalten des Facialis beeinflusst. Über seine Entwickelung ist zu sagen, dass er ausser dem schon erwähnten Muskel die wichtigen Musculi hyomandibulares innerviert, und dann am Halse herabsteigt. Es fehlt ihm aber offenbar die Chorda tympani, die dann weiter zum N. lingualis laufen müsste, der eben auch fehlt. Ich habe auch keinen Zweig vom Facialis zum Alveolaris inferior finden können, der dann vielleicht als Chorda hätte gedeutet werden können, wenn man zugleich annähme, dass von dem Alveolaris inferior keine Trennung des Lingualis stattgefunden hätte, dass also dieser eine Trigeminusast beide, den Lingualis und den Alveolaris enthielte. Aber das scheinen sehr überflüssige Erwägungen zu sein, denn es ist eben nichts von alledem da.

Der Glossopharyngeus ist in seinem weiteren Verlaufe höchst einfach. Er wächst von seiner primitiven Lage immer weiter in die Zunge hinein, durchbohrt den Musculus keratomandibularis und gibt ihm, ehe er in ihn eintritt, einige Zweige ab. Er hat, wie bei den Muskeln schon erwähnt, ausser seinem Ast zum Vagus, zwei Hauptäste, die bald nach seinem Austritt aus dem Ganglion abgegeben werden, den Ramus pharyngolaryngeus, der für beide Organe Zweige abgibt, und den bei weitem stärkeren Ramus lingualis, mit dem wir uns im besonderen zu beschäftigen haben. Dieser tritt zur dorsalen Seite der Zunge und liegt sehr nahe der Schleimhaut, wie Querschnittbilder der Zunge demonstrieren. Er verläuft bis zur Spitze der Zunge und ist ihr einziger sensibler Nerv. Wenn man ihn an der erwachsenen Entenzunge präpariert, so ist man über seine Grösse sehr erstaunt; in seinem ganzen Verlaufe gibt er sehr reichliche und starke Äste für die Schleimhaut und die in ihr befindlichen Nervenendigungen ab. Vielleicht ist diese enorme Entwickelung des Glossopharyngeus in Beziehung zu bringen mit dem Schwinden oder vielmehr Fehlen des Nervus lingualis. Vielleicht ist bei der Zunge der Vögel eine besondere sensorische Empfindung — Geschmacksempfindung (?), obgleich keine eigentlichen Schmeckbecher bisher an der Vögelzunge nachgewiesen sind, — in so hohem Mafse nötig, dass die allgemeine Tastempfindung, die durch den Trigeminus vermittelt wird, überflüssig ist oder gar jene beeinträchtigen kann.

In frühen Stadien habe ich eine Anastomose des Facialis mit dem Glossopharyngeus gesehen, die aber in späteren Stadien mit der Deutlichkeit nicht wieder zu finden war. Sie gleicht den bei Reptilien vorkommenden und dort auch erwähnten Verbindungszweigen zwischen den beiden Nerven.

Es ist sehr bemerkenswert, festzustellen, dass der Nerv, dadurch dass er weit bis zur Spitze der Zunge hinzieht, in Gebiete hineinkommt, die ihm ursprünglich fremd sind. Er kommt zu

Gegenden, die genetisch dem ersten Schlundbogen angehören. Wir werden später auf die Wichtigkeit dieser Tatsachen noch eingehen müssen.

Der Nervus hypoglossus wächst, wie man kurz sagen kann, mit den von ihm innervierten Muskeln in und unter der Zungenanlage fort. Er bietet in dem Teil seines Verlaufes, der hier nur berücksichtigt werden kann, kaum irgend welche Besonderheiten. Auf den Schnitten ist sein Hauptast leicht zu finden, da er eine zeitlang dicht an dem knorpeligen Zungenbeinhorn entlang läuft. Er hat ein weites Ausdehnungsgebiet, in dem er Muskeln an der Trachea resp. Sternum und an der vorderen Spitze des Unterkiefers innerviert (cf. oben).

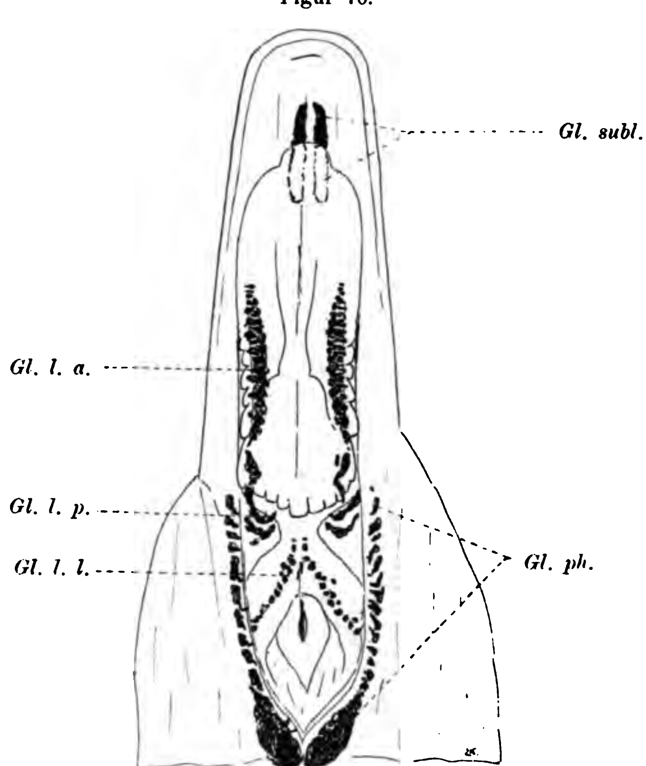
Entwickelung der Drüsen.

Die ersten Anlagen der Drüsen finden sich bei der Ente ziemlich spät. Erst im Stadium XX finden sich die Einstülpungen, die als solide Zapfen von dem Epithel aus in die Tiefe gehen und dann schnell an Grösse zunehmen. In der Textfigur 76 sind die Drüsenanlagen nach einem älteren Stadium (XXXIV) in die Konturen der Zunge und des Mundbodens eingezeichnet. Auf der Zunge selbst liegen zunächst Drüsen, die als Glandulae linguales anteriores bezeichnet sind, die in dem Raum am Rande der Zunge ausmünden, der zwischen dem Rücken der Zunge und dem scharfen Seitenrande als Rinne zu sehen ist. Sie liegen in einer Gruppe, die sich nach vorn und nach hinten verjüngt, d. h. dort kleinere Drüsen besitzt. Die Gruppe besteht aus einzelnen Drüsen, die zum Teil ausserordentlich dicht nebeneinander liegen. In späteren Stadien scheinen sie eine gemeinsame Masse zu bilden, obgleich natürlich immer noch die einzelnen Ausführungsgänge zu sehen sind.

Daran schliesst sich aboralwärts eine zweite paarige Gruppe, die am hinteren Rande des Zungenkörpers und an dem Zungen-

grunde zwischen dem hinteren Rande und dem Kehlkopf seitlich liegen. Diese sind mit Glandulae linguales posteriores bezeichnet.

Figur 76.



Zunge mit Mundboden einer fast ausgebildeten Ente von oben her gesehen. Stadium XXXIV. Mit schwarzer Farbe sind die Drüsen in die durchsichtig gedachte Zunge eingetragen.

Gl. l. a. = Glandulae linguales anteriores.
Gl. l. p. = Glandulae linguales posteriores.
Gl. l. l. = Glandulae linguo-laryngeae.
Gl. subl. = Glandulae sublinguales.
Gl. ph. = Glandulae pharyngeales.

Dann finden sich endlich Drüsen, die auf dem Zungengrunde vor dem Kehlkopfeingang stehen; sie sind als Glandulae linguo-laryngeae bezeichnet. Sie stehen in der Art eines nach hinten offenen spitzen Winkels angeordnet, dessen Schenkel den

Kehlkopfeingang umgeben. Auch sie bestehen aus einzelnen kleinen Drüsen. Da sie in der Mittellinie ein kleines Feld frei lassen, muss man sie auch als paarige Drüsengruppen bezeichnen. Nachher aber, wenn die einzelnen Drüsen grösser werden, fliessen sie förmlich zusammen und scheinen dann eine unpaare Drüse zu bilden, als welche sie auch häufig in der Literatur beschrieben sind, wozu man aber nach der Entwickelung nicht berechtigt ist.

Ferner finden sich vor und unter der Zungenspitze Drüsen, die sich im Mundboden gerade im vorderen Kieferwinkel befinden und sind als Glandulae sublinguales bezeichnet. Sie sind ebenfalls paarig in der Anlage, liegen dicht neben der Mittellinie und werden allmählich bei dem weiter nach vorn Wachsen der Zunge von ihr vollständig bedeckt.

Alle Drüsengruppen entstehen zu fast derselben Zeit, womit natürlich nicht gesagt sein soll, dass nicht noch zur Vergrösserung der Drüsengruppen sich neue anlegen können.

Weiterhin finden sich sehr zahlreiche ebenso gebaute Drüsen in der Pharynxwand, die namentlich im dorsalen medialen Abschnitt gross und verzweigt sind.

Die Drüsen im Oesophagus beginnen sich eben erst als kleine epitheliale Einstülpungen anzulegen.

Sonst sind weiter keine Drüsenanlagen zu finden.

Die sonst als Speicheldrüsen bei den Vögeln geschilderten Drüsen hängen kontinuierlich mit den pharyngealen Drüsen zusammen.

Bei der erwachsenen Ente sind die Drüsen nach dem Typus der schlauchförmig zusammengesetzten Drüsen gebaut, eine Bindegewebskapsel umhüllt sie und von dieser Kapsel ziehen Septen gegen das Zentrum der Drüse und begrenzen sekundäre Schläuche, die sich in das Zentrum der zusammengesetzten Drüse öffnen (Ranvier 87).

Sonstige genaue Angaben über die Drüsen der erwachsenen Vögel finden sich bei Oppel (00).

Zusammenfassen der Entwickelung der Form der Entenzunge.

1. Die für die Entwickelung der Zunge in Betracht kommende Gegend des Vorderdarms weist im Laufe der Entwickelung sechs Schlundbogen auf, die zu bestimmter Embryonalperiode alle entwickelt sind, nur weist der sechste Bogen (Arytaenoidwülste) keine ihn aboral abgrenzende Schlundspalten auf.

2. Durch mehrere Stadien hindurch ist in der fünften Schlundtasche noch ein gefässhaltiger kleiner schmaler Wulst zu finden, der ganz das Aussehen eines Schlundbogens hat. Er wäre allerdings sehr reduziert, indem er nur sehr wenig weit nach der medialen Seite hinreicht.

3. In der ersten Zeit, wenn noch nicht alle diese Schlundbogen entwickelt sind, reichen ihre medialen Enden an eine mesobranchial gelegene Rinne heran. In dem vorderen Teil dieser Rinne entstehen die Epithelialverdickungen an ganz zirkumskripter Stelle, die zur Bildung der medianen Thyreoidea-anlage führen.

4. Wenn diese mediane Drüsenanlage als Grube vorhanden ist, bildet sich aboral von ihr ein erhabenes medianes Feld aus, das als eine Art Copula angesehen werden kann, von dem aus zunächst die mesobranchiale Rinne nach hinten verläuft, die aber allmählich auch dort verschwindet und durch eine hervorspringende Leiste ersetzt wird.

5. Während der weiteren Ausbildung wachsen besonders die ersten Schlundbogen, und zwischen ihren hinteren medialen Enden tritt ein breites, allerdings wenig prominentes Gebilde auf, das als Tuberculum impar gedeutet werden muss, an dessen aboraler Seite dann die mediane Thyreoideaanlage liegt.

6. Mit dem weiteren starken Wachstum des Tuberculum impar und der ersten Schlundbogen, sowie mit dem auffallenden Verhalten, dass die medialen Enden der zweiten Schlund-

bogen im Wachstum ausserordentlich stark zurückbleiben, hängt dann zusammen, dass die mediane Thyreoideaanlage aboralwärts verschoben wird. Während sie zunächst, wie bei den übrigen Tierklassen, am oralen Rande der zweiten Schlundbogen vor ihrer kopulaähnlichen Bildung liegt, kommt sie nun an den vorderen Rand der dritten Schlundbogen zu liegen. Sie befindet sich da, wo die medialen Enden der zweiten inneren Schlundtaschen zusammenstossen würden, da die zweiten Bogen und die vor ihnen liegenden zweiten Taschen eben nicht bis zur Mittellinie mehr hinreichen. Diese Lage der Drüsenanlage ist aber eine sekundäre.

7. An den oralen Flächen der ersten Schlundbogen kommt es dann zur Abgrenzung der von früheren Beschreibungen (Eidechse) her bekannten medialen Hervorragungen, die als seitliche Zungenwülste bezeichnet worden sind und die frühzeitig mit den vorderen seitlichen Partien des Tuberculum impar fast untrennbar verschmelzen.

8. Sobald dies eingetreten ist, bildet sich vor dem Tuberculum impar eine kleine Grube aus, vor der eine kleine Leiste liegt, die die beiden Stellen der vorderen Ränder der seitlichen Zungenwülste miteinander verbindet und als brückenartige Leiste beschrieben wurde. Die kleine Grube, die median liegt, wandelt sich in einen zweischenkeligen Graben um, der nach dem vorderen Ende des Tuberculum impar hin offen ist und dessen beide Schenkel oralwärts divergieren (Tafelfigur 9). Vor dem Graben liegt die Brücke.

9. Indem nun die mediane konvexe Wölbung der Brücke mit dem vorderen Ende des Gebietes des Tuberculum impar verschmilzt, entsteht dort eine kleine mediane, sagittal verlaufende Leiste, die als Zungenspitzenleiste beschrieben wurde. Zugleich wird bei dieser Verschmelzung durch die Leiste der ursprünglich einheitliche Graben in seine nun getrennten Schenkel zerlegt, deren Richtung bald frontal gestellt ist und nachher

sich sogar so ändert, dass die beiden Graben aboralwärts divergieren. Diese Graben werden als seitliche Zungenrandgraben beschrieben, Sie geben nämlich die vordere Begrenzung der definitiven Zunge ab (Tafelfigur 11 u. 12).

10. Unterdessen haben die Veränderungen im übrigen Schlundbogengebiet dahin geführt, dass die medialen Enden der zweiten Schlundbogen weiter reduziert werden, die dritten Bogen mächtig entwickelt bleiben und die vierten und fünften Bogen allmählich verschwinden.

11. Die Arytaenoidwülste (sechste Bogenpaare) bilden den Kehlkopfeingang und rücken durch die geschilderten Prozesse immer weiter oralwärts vor, genau so wie dies auch bei niederen Tieren beschrieben wurde.

12. Über das Verhalten der ersten Schlundtasche, die sehr flach wird, über den Durchbruch und Verschluss der zweiten Schlundtasche, sowie über die Verschlussmembranen der übrigen Schlundtaschen ist alles Wichtige im Text ausführlich dargestellt worden. Da diese Tatsachen wenig mit der eigentlichen Zungenbildung zu tun haben, sei auf die Beschreibung im Text hingewiesen.

13. Im Gebiet des mächtig sich ausdehnenden Tuberculum impar bildet sich allmählich eine mediane, sagittal gestellte Vertiefung aus, die zu einer Rinne auswächst, die dauernd bestehen bleibt und als mediane Zungenrinne bezeichnet ist. Zur Bildung einer Kopularleiste, wie bei Reptilien, kommt es also nicht. Dagegen bemerkt man bei Schnitten durch das Tuberculum impar, dass median eine Strecke verdichteten Gewebes vorhanden ist, die als eine Raphe oder innere Kopularbildung aufgefasst werden kann. Eine scharfe Abgrenzung des hinteren Endes des Tuberculum impar ist nur dann zu machen, wenn der Ductus thyreoglossus noch vorhanden ist. Irgend welche Niveaudifferenzen sind an dieser Stelle nicht vorhanden; die Leiste, die zum Aditus laryngis verläuft (s. o.), geht ganz

allmählich aus dem aboralen Abhang des Tuberculum impar hervor.

14. Während die ersten Schlundbogengebiete mit dem Tuberculum impar mächtig wachsen, die oralen Enden des ersten Bogen schnabelähnlich vorragen (Tafelfigur 12), legen sich die seitlichen Zungenwülste an den lateralen Abhang des Tuberculum impar an. Zuerst kann man diese Wülste noch wohl von dem Gebiet des Tuberculum abgrenzen, später geht das aber nicht mehr. Zugleich dehnen sich die seitlichen Zungenrandgraben nach hinten aus, bilden miteinander einen immer spitzer werdenden, aboral offenen Winkel und geben so allmählich die seitliche Abgrenzung der Zunge von dem eigentlichen Mundboden.

15. In dem sich dabei oral zuspitzenden Tuberculum impar hat sich die mediane Zungenrinne über sein ganzes Gebiet ausgedehnt, nur im hintersten Abschnitt ist sie sehr flach. Zwischen dem hinteren Ende des Tuberculum und dem Aditus laryngis hat sich ein kleines vierseitiges Feld aus der mesobranchialen Rinne entwickelt, das mit der epiglottisähnlichen Bildung der Reptilien verglichen werden könnte.

16. Sobald der seitliche Zungenrand ganz scharf geworden ist, bilden sich zu beiden Seiten der medianen Zungenspitzenleiste zwei kleine Höcker aus, die zur Reliefbildung des Mundhöhlenbodens (Tafelfigur 15) weiterhin verwendet werden (cf. Text).

17. Neben der medianen Zungenrinne, die in späteren Stadien nur im vorderen Teil ganz deutlich ist, erheben sich flache Wülste, die von dem Zungenrandgebiet durch eine kleine Furche geschieden werden. Diese Wülste verschmälern sich und werden zu den Anlagen der auf dem Zungenrücken der definitiven Zunge liegenden Hornleisten.

18. Da wo die Zungenrinne hinten aufhört, bildet sich ein deutlich begrenztes ebenes Feld aus, an das sich der kleine Abschnitt vor dem Kehlkopfeingang (vierseitiges Gebilde cf. o.)

anschliesst. Hinter diesem Felde entwickelt sich eine quere, oral konkave Furche aus, die als hintere quere Grenzfurche des Zungenkörpers beschrieben wurde. Allmählich dehnen sich die vorderen Enden dieser Furche oralhin aus und fliessen mit der Furche des Seitenrandes der Zunge zusammen. Dann haben wir einen allseitig scharf begrenzten Zungenkörper vor uns, der noch fest auf der Unterfläche aufliegt, also noch keine freien Ränder oder eine freie Spitze besitzt. Diese Grenzfurche fällt nicht ganz mit der wahrscheinlichen hinteren Grenze des Tuberculum impar zusammen, wie die Textfigur 21 deutlich zeigt.

19. Zu dem Gebiet des Zungengrundes werden die Reste des zweiten und dritten Schlundbogens verwendet.

20. Die hintere mediane Winkelspitze dieser Grenzfurche ragt etwas aboral vor und ist die erste dort später noch mächtiger werdende breite Papille. In den vorderen lateralen Abschnitten der Gegend des Zungengrundes erheben sich buckelförmige, dreiseitig werdende Gebilde, die zu den dort bei der ausgebildeten Zunge liegenden Erhabenheiten werden, die mit spitzen Zotten besetzt sind.

21. Nun wächst die Zungenanlage über die angewachsene Unterlage seitlich und namentlich nach vorn hinaus; so kommen die freien Seitenränder und die Spitze der Zunge zu stande. Die Zungenspitzenleiste kommt dabei auf die Unterseite der Zunge und wird zum Frenulum linguae, das aber bei der Ente nur schwach entwickelt ist.

22. Da wo die hintere Grenzfurche der Zunge mit dem Seitenzungenrand zusammenfliesst, entsteht frühzeitig eine kleine knopfförmige Erhabenheit. Im Laufe der Entwickelung bilden sich an diesem Seitenrand oralwärts weitere derartige Knöpfe aus, die dann verhornte Borsten in grösserer Zahl entwickeln, die den hinteren Seitenrand der Entenzunge einnehmen. Jeder dieser Knöpfe entwickelt ein Büschel von Borsten, die durch ihre Gruppierung auch bei der erwachsenen Zunge noch ihre

Herkunft von einer Bildungsstätte (je einem Knopf) erkennen lassen. Indem sich diese Gegend der Zunge durch eine Furche von dem übrigen Rücken der Zunge abgrenzt, entsteht der seitliche hintere Borstenrand, der bei der erwachsenen Zunge auch im Niveau tiefer liegt, als der übrige dorsale Teil der Zunge·

23. Der hintere Abhang des Zungenkörpers, der sich aus dem beschriebenen ebenen Felde entwickelt, wird vorn von den divergierenden Enden der Hornleisten der Zunge begrenzt, erhält in der Medianlinie eine Furche — die Fortsetzung der medianen Zungenrinne — und wird an seinem hinteren Rand mit zuerst breiten, allmählich immer spitzer werdenden Zotten besetzt.

24. Indem nun die ganze Anlage der Zunge stark nach vorn wächst, der vorderste Teil als lappenförmiger Fortsatz besonders stark hervorragt, kommt die definitive Form der Zunge zur Ausbildung.

25. Über die Beziehung der einzelnen Stücke, die zur Bildung der Zunge zusammentreten, gibt am besten die Textfigur 25 Auskunft; daher braucht dieser allerdings sehr wichtige Punkt hier nicht noch einmal auseinandergesetzt zu werden.

26. Von den wulstigen Bildungen an der Unterseite der Zunge geht nach hinten jederseits eine schmale Falte an den Rand der Zunge heran. Zwischen diesen Falten ist der hintere Rand der Zunge eingelassen, sodass sie als eine rudimentäre Scheide für die Zunge funktionieren.

27. Nach der Lage und dem Verlauf der Ansatzstelle der Rachenmembran kann man mit ziemlicher Sicherheit annehmen, dass die seitlichen Zungenwülste das einzige Gebiet der Zunge sind, das von ektodermalem Epithel bekleidet wird, alles übrige ist von entodermalem Epithel ausgekleidet.

28. Die Wachstumsverhältnisse der Zunge sind in dem betreffenden Kapitel und in den Textfiguren schon so kurz erläutert, dass darauf wohl verwiesen werden kann.

29. Der Aditus laryngis ist lange Zeit, bis gegen das Ende des embryonalen Lebens epithelial verschlossen, während das Cavum laryngis schon eine grosse geräumige Höhlung zeigt. Durch Zusammenfliessen von Lücken in den Verschlussepithelien kommt es dann zur Eröffnung des Kehlkopfes.

30. Die innere Organisation der Zunge der Ente in späteren Stadien der Entwickelung und bei dem ausgewachsenen Tiere zeigt die Ausbildung eines horizontalen Septum, das am Skelett angeheftet die ganze Zunge in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt teilt.

31. Der dorsale Abschnitt zerfällt vorn durch ein medianes Septum, das im hinteren Teil des Zungenkörpers aufhört, in zwei Teile. Zu beiden Seiten des Septum liegen in Bindegewebsfächern später fettenthaltende Körper; da wo das Septum aufhört, verschmelzen die Körper, um im hintersten Teil der Zunge wieder durch einen medianen dorsalen Fettkörper getrennt zu werden, der derbes Bindegewebe enthält.

32. Der ventrale Teil enthält vorn ebenfalls einen Fettkörper, der sich nach hinten in den Geweben des Mundbodens verliert, und, soweit nicht Drüsen vorhanden sind, zahlreiche miteinander astrastomosierende dicke Venen.

Zusammenfassung der Entwickelung des Skelettsystems.

1. In den ersten Stadien sind die Knorpelbildungen in den Schlundbildungen sehr wenig distinkt, sodass ihre Form schwer zu erkennen ist. Ehe die Schlundknorpel im ersten und zweiten Bogen zu erkennen und ihrer Form nach abgrenzbar sind, kann man die Bildungen der Copula und des dritten Bogenknorpels schon recht gut abgrenzen.

2. Man findet in späteren Stadien im ersten, zweiten und dritten Schlundbogen vorknorpelige Bildungen. Im vierten und den späteren Schlundbögen liegt zwar verdichtetes Bindegewebe,

aber es ist unmöglich, dort von Knorpelanlagen zu sprechen, zumal dieses Bindegewebe nicht zu später distinkter auftretenden Gebilden die Vorstufe ist.

3. Die dritten Bogen allein sind mit einer medianen Bildung im Zusammenhang, die als Copula aufzufassen ist.

4. Der vorknorplige erste Bogen wandelt sich allmählich in eine knorpelige Bildung um, die dann bald eine Scheidung in ein orales grösseres und ein aborales kleineres Stück erkennen lässt: ersteres der Unterkieferknorpel, letzteres das Quadratum.

5. Der Unterkieferknorpel lässt früh schon die drei Fortsätze am hinteren Ende erkennen; indem sich an ihm die Belegknochen entwickeln, bildet sich die knorpelige Spange allmählich zurück. Neben ihm tritt aber ein lateral gelegener neuer Knorpelkern auf, der als ganz isolierter Kern dem Coronoid angehört.

6 Das Quadratum bleibt im Wachstum erheblich hinter dem Unterkiefer zurück; es bildet eine gelenkige Verbindung mit dem Unterkiefer und bildet ferner eine Artikulation mit der knorpeligen Schädelbasis aus.

7. Der Knorpel des zweiten Schlundbogen ist in der ersten Anlage sehr klein und erreicht niemals die medialen Gebiete der Schlundbogenpartien, geschweige denn die Copula, denn man kann das so gut wie gar nicht differenzierte Bindegewebe, das sich zwischen seinem medialen Ende und der Copula befindet, höchstens theoretisch als Fortsetzung der Knorpelspange zur Copula hin betrachten.

Man kann dann in weiteren Stadien beobachten, dass dies vorknorpelige Stück Knorpelgrundsubstanz erhält, zwei Stücke aus der ursprünglich einheitlichen Masse sich differenzieren, und sich so zur Columella und den extrakolumellaren Bildungen umgestaltet. Der medial proximale Teil bekommt Beziehungen zur knorpeligen Kapsel des Gehörorgans, in dessen Wandung seine Platte eingepflanzt ist. Seine laterale Portion steht lange Zeit

mit dem Quadratum durch einen Bindegewebsstrang in Zusammenhang. Der oral gerichtete Fortsatz kann als Homologon des Processus styloides der höheren Tiere aufgefasst werden.

8. Die dritten Schlundbogenknorpelanlagen liegen in dem Gebiet des dritten Schlundbogens, von dem aus sie aber während der Entwickelung oralwärts vorwachsen, wobei der Kehlkopfeingang, der dicht hinter ihnen liegt, immer in derselben Lage zu den Knorpelbildungen liegen bleibt, also auch die von niederen Tieren her bekannte Wanderung ausführt. Zunächst sind die Bogenknorpel kurz, wachsen aber, nachdem sie hyaline Grundsubstanz erhalten haben, stark in die Länge (aboralwärts) und krümmen sich schliesslich nach der Hinterhauptsgegend des Schädels empor. Dabei zerfallen sie in zwei Stücke, die durch ein Gelenk getrennt sind; sie verknöchern dann enchondral als erste von den gesamten Knorpeln, wenn man von den Bindegewebsknochen des Unterkiefers absieht. Sie erreichen mit ihren medialen Enden die Copula, mit der sie gelenkig verbunden sind.

9. Diese Copula besteht zunächst aus einem einheitlichen Stück, das von der Kehlkopfgegend bis zur Spitze der Zungenanlage reicht. Durch den Ansatz der dritten Schlundknorpel an ihr zerfällt sie in zwei Hauptteile, von denen der aborale von dem Ansatz zum Kehlkopf reicht und als Urohyale bezeichnet wird, der orale von dem Ansatz nach vorn zur Zunge geht. Während das Urohyale keine wesentlichen Umwandlungen zu erfahren hat, erfolgen an dem oralen Stück mannigfache Neubildungen.

Betrachtet man dies Stück genauer, so besteht es aus einem kolbig verdickten deutlich vorknorpeligen Ende, an dass sich aus etwas verdichtetem Bindegewebe zwei seitliche Flügel und eine mediane vordere Bildung von der Form einer Pfeilspitze ansetzt. Diese zum Teil Muskelansätzen dienenden praekopularen Gebilde verschwinden allmählich fast vollständig. Namentlich

bleibt von den flügelartigen Fortsätzen kaum eine Spur, während sich Reste der pfeilspitzenartigen Bildung, wenn auch sehr undeutlich erhalten. In diesem Bindegewebe treten dann deutlich abgegrenzte vorknorpelige Bildungen auf, die jederseits der Mittellinie, die sie freilassen, als längliche Stränge dorsalwärts von der Copula liegen und sich aboral über die Copula hinüberschieben. Dieser ursprüngliche, mediane Teil der Copula sei als Entoglossum bezeichnet, während die beiden Stränge, die bald im oralen und aboralen Teil durch dichtes Gewebe mit einander zusammenhängen, als Anlagen des Paraglossale bezeichnet sind.

In dieser Anlage treten dann sehr spät Knorpelkerne mit hyaliner Substanz auf, die zunächst oral und aboral verschmelzen, während sie in der Mitte eine Lücke lassen, die aber später auch noch durch hyaline Massen geschlossen wird. Oralwärts wächst alsdann in der Medianlinie ein unpaarer zungenartiger Fortsatz vor, der bis zur Spitze der definitiven Zunge reicht und dauernd knorpelig bleibt, während der paarig angelegte Teil verknöchert und mit dem Basihyale ein Sattelgelenk ausbildet. Das knöcherne Paraglossale zeigt in der Anlage und im ausgebildeten Zustand eine ventrale Rinne. Das Entoglossum bildet mit dem Urohyale später eine gemeinsame Knochenmasse.

Zusammenfassung der Entwickelung der Muskulatur.

1. In jedem der drei ersten Schlundbogen befindet sich eine Muskelblastemmasse, die als ein Teil des Branchiocoeloms (wie Corning es auch bei Reptilien nachgewiesen hat) aufzufassen ist. Eine Höhle habe ich hier in diesen Bildungen ebenfalls nicht finden können. Ebenso wie bei Reptilien liegt der Nerv zunächst auf der lateralen Seite dieser Bildungszellen, und ebenso bilden sich die Muskeln aus den medialen Teilen dieser Branchiocoelom-Abkömmlinge.

2. Die lateralen Partien gehen allmählich in das Stützgewebe des Schlundbogens über, während an der medialen Seite zunächst eine scharfe Grenze vorhanden ist, die erst schwindet, wenn die Muskelfaserbildungszellen deutlicher sich zu differenzieren beginnen.

Am undeutlichsten sind die Abgrenzungen dieser Anlagen im Gebiet des dritten Schlundbogens.

3. Die erste Anlage der Hypoglossusmuskulatur liegt als paariger Zellkomplex aboral von der medianen Thyreoideaanlage, zwischen ihr und dem Herzen resp. den Gefässen. Es ist höchst wahrscheinlich, dass sie auch, wie Corning dies für die Reptilien nachgewiesen hat, von den 2.—5. Myotomfortsätzen entstammt, dass also auch hier das erste Myotom keine Elemente für den Hypoglossus abgibt.

4. In dem frühesten Stadium, das zur Beobachtung kam, tritt der Nervus Hypoglossus medial an die Muskelmassen heran.

5. Dieses primäre Verhalten der Muskelanlagen zu den Nerven ändert sich insofern bald, als die Nerven sämtlich in das Blastem zu liegen kommen, von ihm also umwachsen werden. Dann kann es sehr bald kommen, dass die primäre Lage des Nerven nicht mehr zu erkennen ist.

6. Die wichtigsten Vorgänge der weiteren Umwandlung sind nun die, dass die Muskelanlagen vorwachsen, einmal nach der Mittellinie zu, in der sie sich sogar bald vereinigen, und zweitens nach vorn zu (oralwärts), was mit dem schnellen Vorwachsen der ganzen Gegend zusammenhängt. Dabei können Muskelmassen, die ursprünglich getrennt waren (V und VII), sich miteinander vereinigen, und die Muskelanlagen in Gebiete hineinrücken, die ontogenetisch nicht zu ihnen gehören.

7. Weiter können sich im Laufe der Entwickelung einzelne Muskelindividuen von der ursprünglich gemeinsamen Blastem-

masse abtrennen. Sehr häufig ist dabei das Verhalten der Skelettstücke von ausschlaggebender Wichtigkeit.

8. Die Trigeminusmuskulatur wächst weiter in den vorwachsenden Unterkiefer hinein, hängt dabei aboral immer mit der Facialismuskulatur zusammen. Wenn die Anlage des knorpeligen Unterkiefers zu erkennen ist, dann ist damit die Trigeminusmuskulatur in ein dorsal von ihm liegendes Stück (Kaumuskulatur) und in das uns hier interessierende ventrale Stück geschieden.

9. Indem die lateralen Teile der Hauptmasse der Trigeminusmuskulatur mit dem Bindegewebe in der Umgebung des Unterkieferknorpels sich befestigen und in der Medianlinie in immer grösserer Ausdehnung miteinander verwachsen, bilden sie zunächst den Musculus mylohyoideus. An seinem aboralen Rande bildet sich aus dem von Anfang an dort ziemlich dicken Blastem eine zweite Schicht: der Musculus hyomandibularis transversus. Insofern bekommt der Muskel Beziehung zum Zungenbein, als seine Raphe mit anderen dort befestigten Muskeln an dem Urohyale zusammenhängt. Als dritte am weitesten dorsal gelegene Schicht ist als Abkömmling der Trigeminusmuskulatur der Musculus interkeratohyoideus aufzufassen, der in seiner frontalen Faserrichtung immer der gesamten Trigeminusmuskulatur entspricht, aber nun Anheftungspunkte an den Hörnern des Zungenbeins gefunden hat.

10. Während die erste Anlage des Musculus mylohyoideus weit nach vorn am Unterkiefer reicht, ändert sich das in späteren Stadien so, dass er im vordersten Abschnitt durch eine bindegewebige Membran ersetzt ist, die dann nach vorn das Diaphragma oris vervollständigt.

11. Die Facialismuskulatur ist längere Zeit in dem zweiten Schlundbogen gelegen, dessen Form sich aussen am Halse noch erhält, wenn die Konturen der übrigen Schlundbogen schon verschwunden sind. Allmählich breitet sich die Blastemmasse nach

hinten zum Kopf und nach unten am Hals hin aus. Von den Kopfmuskeln (Digastricus etc.) ist hier weiter keine Rede. Ebenso ist die Ausbreitung am Halse, die als Musculus constrictor colli auch mit dem Schädel zusammenhängt, nur kurz zu erwähnen. Sie hängt nach vorn mit dem Trigeminusmuskelblastem zusammen und aus dem oralen Rande der Muskelanlage, der von Anfang an gegenüber dem sehr platten Musculus constrictor colli sehr stark verdickt ist, entwickeln sich der Musculus b und die Musculi hyomandibulares mediales, die am Unterkiefer resp. an den Zungenbeinhörnern ihren Ansatz oder Ursprung haben.

12. Die Glossopharyngeusmuskulatur gibt frühzeitig die für den Pharynx etc. bestimmten Blastemmassen ab. Es bleibt nur ein kleines Stück Muskelmasse an dem Stamm des Ramus lingualis des IX. Gehirnnerven liegen, das zeitlebens dies Verhalten zeigt, nur, dass es in späteren Zeiten von dem Nervus durchbohrt wird, anstatt ihm wie anfangs an zu liegen. Seine nahe Lage am Zungenbeinhorn sichert ihm dort einen Ansatz, während die orale zugleich lateral auswachsende vordere Partie einen Urprung am Unterkiefer gewinnt; so wird der Musculus keratomandibularis gebildet, der mit seinen aboralen Partien allmählich an dem Zungenbeinhorn entlang kriecht, um am Ende der Entwickelung dessen aborale Spitze zu erreichen.

13. Die Hypoglossusmuskulatur bildet sich so weiter aus, dass der Muskelstrang, dessen Entstehung oben geschildert wurde, oralwärts vorwächst. dann dicht neben der Mittellinie jederseits liegt und im hinteren Teile mit dem der anderen Seite zusammenhängt, nach vorn aber divergiert.

14. Zu dem sich entwickelnden Knorpelgerüst hat er bald Beziehungen, indem seine medialen Teile an dem hinteren Abschnitt des Basihyale, seine vorderen Enden an dem Vorläufer des Paraglossale Anheftungspunkte bekommen.

15. Sind die Zungenbeinhörner angelegt, dann heften sich an der Stelle, wo sie an die Copula herantreten, zugleich an

ihrem aboralen Rande die hinteren Teile der Muskelanlage an und werden so zu dem Musculus tracheolaryngohyoideus.

16. Eine sich frühzeitig lateral abzweigende Partie gewinnt ihren Ursprungsort an dem Zungenbeinhorn: zunächst an seinem oralen Umfang, um es dann zu umwachsen und sich an dem Horn nach hinten entlang zu schieben. Auf diesem Wege schiebt sich diese Portion zwischen die beiden Facialismuskeln (Musculus hyomandibularis medialis und lateralis) ein, und gelangt allmählich zu dem aboralen Ende des Zungenbeinhornes, mit dem sie weiterwächst. Dies ist der Musculus keratohyoideus.

17. Das vorderste Ende der Hypoglossusmuskulatur, das weit über das orale Ende der Kopulabildungen hinausgewachsen ist, heftet sich an das sich aus dem Bindegewebe, das mit ihm zusammenhängt, entwickelnde Blastem an, das den späteren Belegknochen des Unterkiefers bildet. Indem nun an dem seitlichen Teile der vorderen Copula, wie geschildert, Muskelmassen des ursprünglich gemeinsamen Stranges einen fixen Ansatzpunkt gewonnen haben, besteht zu der Zeit ein Muskel, dessen dorsale Partie von der Copula zum vorderen Winkel des Unterkiefers zieht, dessen ventrale Partie aber an diesem Knorpelstück vorbeizieht, da, wie im Text geschildert wurde, nicht alle Muskelfasern an der Copula inserieren, wohl aber an dem vorderen Unterkieferwinkel. Die dorsale Partie bildet dann den Musculus genioglossus, dessen Fasern am Seitenrand der Copula inserieren. Die ventrale Partie, die sich noch mehr ventralwärts senkt und gar keine Beziehungen zum Zungenbein hat, stellt den Musculus geniohyoideus dar. Die scheinbare Widersinnigkeit der Bezeichnung ist im Text ausführlich erläutert.

18. Die noch übrig bleibende Portion des Hypoglossusmuskelstranges, die von dem hinteren Teile des Entoglossum zum vorderen Teile der primären (d. h. noch kein knorpeliges Paraglossale aufweisenden) Copula reicht, gliedert sich in eine

mediale hintere und in eine etwas laterale vordere Portion. Die hintere, mit der der anderen Seite durch eine Raphe verbunden, wandelt sich zum Musculus hyoglossus posterior um, die vordere, die mächtig in die Länge wächst und die Copula und das knorpelige Paraglossale überragt, endet in dem Bindegewebe der Haut der Zungenspitze. Ehe der orale Teil dieses Musculus hyoglossus anterior ganz sehnig wird, besteht noch eine zwischen zwei Sehnen liegende muskulöse Partie, die unter der zungenförmigen Spitze des Paraglossum liegt. Beim erwachsenen Tier sind dort aber keine Muskelfasern mehr nachzuweisen.

Zusammenfassung der Entwickelung der Nerven.

1. Die hier in Betracht kommenden Nerven sind der Trigeminus (nur mit einem Unterkieferzweig vom dritten Ast), der Facialis, der Glossopharyngeus und der Hypoglossus.

2. Die ersten drei Nerven liegen in der bekannten Weise in den ersten drei Schlundbogen und haben dort Beziehungen zu den Abkömmlingen des Branchiocoeloms, das (wie hier nicht mehr auseinandergesetzt zu werden braucht) die ihm zugehörige Muskulatur liefert. So finden wir in frühen Stadien die Nerven an der medialen Seite mit der entsprechenden Muskulatur ausgestattet, die nach den Nerven benannt ist.

3. Der Nervus hypoglossus, der jetzt Gehirnnerv geworden ist, tritt mit seinem oberen Ast zu dem Muskelstrang, an dessen medialer Seite er sich zunächst befindet.

4. Die weiteren Wachstumsverhältnisse der Nerven sind so vollkommen mit der Differenzierung der Muskeln verknüpft, dass das Wesentlichste dort schon gesagt werden musste.

5. Der Nervus trigeminus hat hier nur einen starken sensiblen Ast, der den Unterkiefer versorgt. Aber auch von seinem Ramus mylohyoideus werden sensible Zweige für den Mundboden abgegeben, es fehlt aber vollständig der sonst so mächtig ausgebildete Nervus lingualis.

6. Der Nervus glossopharyngeus hat einen Muskel zu versorgen, gibt aber für die Zunge einen überaus starken Ast ab, der die ganze Zunge versorgt. Wahrscheinlich ist die übergrosse Stärke dieses Astes dafür verantwortlich zu machen, dass der Nervus lingualis entbehrt werden kann.

Zusammenfassung der Entwickelung der Drüsen der Zunge.

1. Die Drüsen der Zunge sind nicht über das ganze Organ verbreitet, sondern nehmen nur bestimmte Bezirke in Anspruch, als Glandulae linguales anteriores und posteriores. Im Zungengrund liegen die Linguotrachealdrüsen.

2. Ihre Anlage ist ziemlich spät, aber bei allen Drüsengruppen ziemlich gleichzeitig, wobei allerdings nicht ausgeschlossen ist, dass einige kleine später auftretende Drüsen sich den schon vorhandenen grösseren Gruppen aggregieren.

3. Alle Drüsenabteilungen bestehen aus kleinen Drüschen, die alle einen besonderen Ausführungsgang haben, der sich entwickelungsgeschichtlich als erste Anlage der Drüse präsentiert.

4. Im vorderen Unterkieferwinkel liegen die Sublingualdrüsen, die sich als paarige Drüsenkonglomerate unter der Zunge im Mundboden anlegen.

5. Ausserdem finden sich sehr zahlreiche Drüsen in der ganzen Pharynxwand, vom Rande der Zunge an. Dadurch, dass sie besondere Gruppen bilden können, kommt es zu den in der Literatur beschriebenen Speicheldrüsen.

6. Alle Drüsen, die ich beobachtet habe, haben den gleichen Charakter der mukösen Drüsen, wenn auch die Anordnung der Zellen in den Drüsenschläuchen eine andere ist, als in den sonst bekannten Zungendrüsen. (Darüber ist im Text Näheres nachzusehen.)

Entwickelung der Zunge des Sperlings (Passer domesticus).

Es ist natürlich nicht meine Absicht, auch von dieser Spezies eine ebenso ausführliche Darstellung der gesamten Entwickelung zu geben, wie bei der Ente. So wünschenswert es wäre, von möglichst vielen Spezies den genauen Entwickelungsgang der Zunge zu schildern, so ist doch eine derartige Arbeit unmöglich in absehbarer Zeit zu vollenden, ganz abgesehen von der Schwierigkeit, Material in genügender Menge zu erhalten.

Ich will vom Sperling nur die Hauptzüge der Entwickelung schildern, damit man sehen kann, dass es absolut nicht interesselos ist, eine andere Spezies zu untersuchen, und dass ein ziemlich grober Fehler vieler entwickelungsgeschichtlicher Untersuchungen darin besteht, dass nach einer Spezies gleich auf den Entwickelungsgang der ganzen Klasse geschlossen wird. Die Entwickelung des Huhnes schildert doch noch nicht die Entwickelung »der Vögel«.

Zunächst soll wieder die Beschreibung der Stadien gegeben werden, die der Untersuchung dienten.

Stadium I. Fig. 77 a.

Die Mafse wurden in derselben Weise genommen, wie es bei der Ente (cf. Textfigur 1) beschrieben wurde.

a = 1,8 mm, b = 3 mm, c = 4 mm.

Stadium II.

a = 2,5 mm, b = 3,75 mm, c = 5 mm.

Stadium III.

a = 2,75, b = 4,25 mm, c = 5,0 mm.

Stadium IV.

a = 3,25 mm, b = 6,25 mm, c = 6,25 mm.

Stadium V.

Ist ein klein wenig älter, genaue Maſse konnten nicht genommen werden.

Stadium VI. Fig. 77b.

a = 3,75 mm, b = 6,25 mm, c = 5,5 mm.

Stadium VII.

a = 5,0 mm, b = 8 mm, c = 8,5 mm.
(c entspricht der grössten Länge.)

Stadium VIII.

a = 5,0 mm, b = 6,5 mm, c = 6,5 mm.
(Ist sehr stark gekrümmt.)

Stadium IX. Fig. 77c.

a = 5 mm, b = 6,75 mm, c = 9 mm.

Stadium X.

a = grösste Länge des Kopfes von der Schnabelspitze gemessen 6 mm, c = grösste Länge 11 mm.
(Ebenso bei den folgenden.)

Stadium XI.

a = 6,5 mm, c = 10,5 mm.

Stadium XII.

a = 7 mm, b = 11 mm.

Stadium XIII.

a = 8 mm, c = 12,5 mm.

Stadium XIV.

a = 9,25 mm, c = 19 mm.

Stadium XV. Fig. 77d.

a = 11,5 mm, c = 23,5 mm.

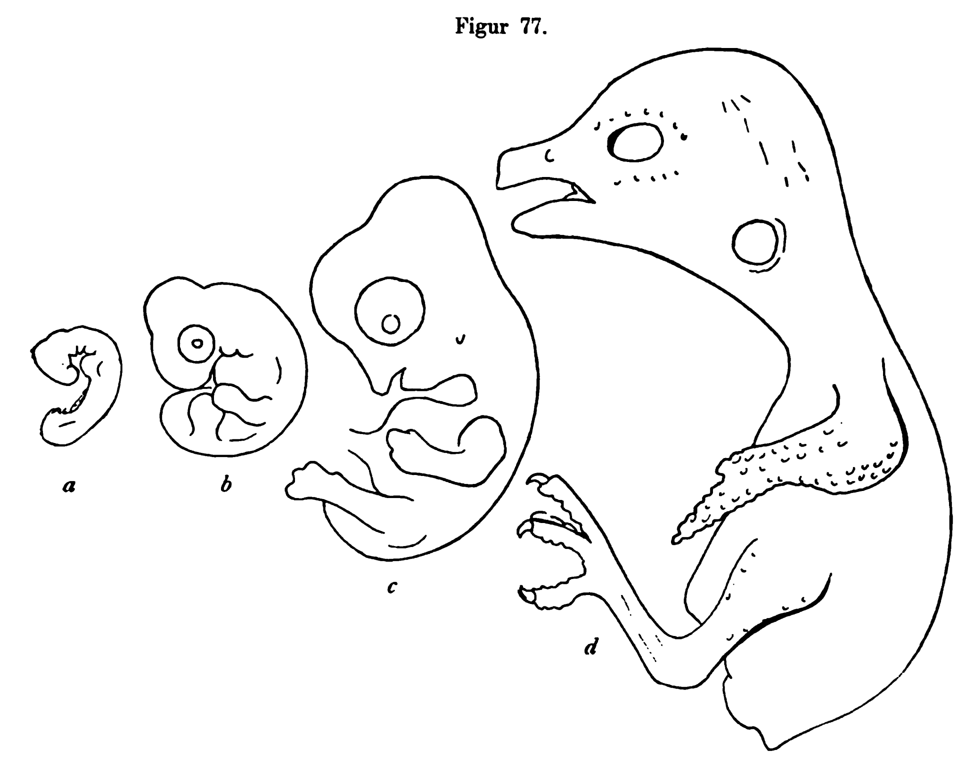
Stadium XVI.

Eben ausgekrochener Sperling.

Entwickelung der Form der Zunge und des Mundbodens von Passer domesticus.

Der Embryo des ersten Stadiums wurde bei 100facher Vergrösserung rekonstruiert; bei ihm sind fünf Schlundbogen entwickelt. Die ersten wenden nur einen kleinen Teil ihrer Oberfläche dem Cavum oris zu; in der Mittellinie sind sie durch

Figur 77.



Zur Orientierung über die Stadien, die vom Sperling zur Untersuchung ausgewählt sind, und hier in Umrisszeichnung bei vierfacher Vergrösserung dargestellt sind:
a = Stadium I.
b = Stadium VI.
c = Stadium IX.
d = Stadium XV.

eine tiefe Furche von einander geschieden. Die ersten Schlundtaschen sind wohl ausgebildet, aber ziemlich flach. Die zweiten Schlundbogen sind mächtig entwickelt und in der Mittellinie durch eine kopulaartige Bildung verbunden (cf. Tafelfigur 27), an deren vorderen Rande bereits die mediane Thyreoideaanlage als eine ganz kleine Grube mit bedeutendem Epithelzapfen zu erkennen ist. Die zweite Schlundtasche ist die tiefste und ist durch eine Epithellamelle von zwei Lagen verschlossen. Die dritten Schlundbogen sind annähernd ebenso mächtig entwickelt wie die zweiten, ragen aber gewaltiger in das Lumen der Mundhöhle hinein und sind in der Medianebene durch eine tiefe Rinne getrennt, die sich von da in der Breite nach wechselnder Ausdehnung bis zu den sechsten Schlundbogen hin erstreckt. Die vierten Bogen sind ganz kurz, die fünften Bogen sind noch nicht entwickelt und die sechsten begrenzen in bekannter Weise den dort verengten Eingang in den Vorderdarm, an dem schon die beiden Lungenknospen vorgewachsen sind.

Stadium II, Tafelfigur 28. Nun nehmen wieder die ersten Schlundbogen insofern an Volumen zu, als sie mehr Fläche der Mundhöhlenseite zukehren; die zweiten Schlundbogen, die vorher ungefähr so ausgedehnt waren wie die dritten, sind jetzt bedeutend schmaler geworden, aber ihre Kopulabildung hat sich jetzt soweit aboralwärts ausgedehnt, dass auch die voluminösen dritten Bogen mit ihren medialen Teilen an sie heranreichen. Am vorderen Rande der Kopula der zweiten Bogen liegt die jetzt noch mediane Thyreoideaanlage, die eine rundliche Grube bildet, die mit sehr hohem Epithel ausgekleidet ist. Zwischen ihr und der Rinne, die die beiden ersten Bogen von einander trennt, ist noch keine Andeutung eines Tuberculum zu erblicken. Die zweiten Schlundtaschen sind sehr gross und kommunizieren nach aussen, während die ersten Taschen schon ganz flach geworden sind. Über die anderen Bogen ist nichts besonderes zu sagen.

Nun findet sich fernerhin ganz ähnliches wie bei der Ente. Im Stadium III (Tafelfigur 29) sind die ersten Schlundbogen recht ansehnlich und fangen an oralwärts vorzuwachsen. Die zweiten Bogen bilden am Mundboden nur noch ganz flache Wülste, die sehr zurücktreten hinter der Ausdehnung der dritten Bogen. Die ersten Schlundtaschen sind demnach ganz flach, die zweiten aber sehr tief und sind nur noch in einem ganz kleinen kranialen Gebiet durch eine Membran verschlossen, sonst, wie vorher, durchgängig. Ferner bemerkt man an den medialen Enden der zweiten Bogen, dass sie aboralwärts umgebogen sind und dass die mediane Thyreoideaanlage nicht mehr in der Höhe der ersten Schlundtasche, sondern in die der zweiten verlagert ist, sodass sie nun am vorderen Rande der dritten Bogen liegt. Das lässt schon darauf schliessen, dass das Tuberculum impar in der Entwickelung begriffen ist. In der Tat hat jetzt auch der Raum zwischen dem Ende der Furche, die die ersten Bogen median einschneidet, und der medianen Thyreoideaanlage ganz erheblich an Umfang und Ausdehnung zugenommen und man findet dort auch eine schwache Erhebung, die aber ohne scharfe Grenzen in die Nachbarschaft übergeht. Nach dem, was wir von der Ente wissen, muss diese Erhebung das Tuberculum impar sein. Dieses Bild entspricht dann ziemlich genau dem in der Tafelfigur 5 abgebildeten Stadium der Ente.

Die medialen Enden der dritten Bogen kommen in einer leicht medianen Vorragung zusammen, die sich aboral ziemlich gleichförmig bis zum Gebiet der rechten Bogen fortsetzt, wo sie dann plötzlich aufhört.

Nun sind auch die vierten und fünften Bogen wohl ausgebildet und wieder findet sich in der fünften Schlundtasche ein kleiner Wulst, der genau derselben Bildung, die bei der Ente (cf. Seite 331) beschrieben wurde, angehört.

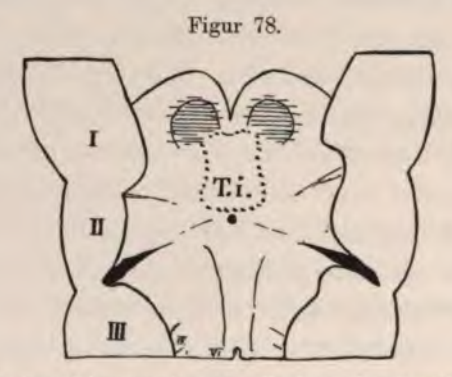
Immer stärker wachsen nun (Stadium IV) die Unterkieferbogen oralwärts hervor und nun sind an ihren der Mundhöhle

zugekehrten Flächen mit aller Deutlichkeit die seitlichen Zungenwülste zu erkennen, die als erhabene Buckel sich von dem Niveau der sonst sanft gewölbten Bogen erheben (Tafelfigur 30).

Im vorigen Stadium waren sie auch schon zu erkennen, aber doch so minimal ausgebildet, dass sie gar nicht erwähnt wurden.

Genau so wie bei der Ente hat sich jetzt das Tuberculum impar mit den medialen Seiten der seitlichen Zungenwülste in Verbindung gesetzt, sodass es kaum von ihnen abgegrenzt werden kann. Etwas deutlicher scheint mir allerdings die Abgrenzung zu sein, als bei der Ente (Textfigur 78).

Figur 78.



Schematische Konturzeichnung des Mundbodens des Sperlings, Stadium IV. Mit den eingezeichneten Gebieten des Tuberculum impar, T. i., und der seitlichen Zungenwülste. Natürlich können diese beiden Bildungen nur ungefähr ihrer Ausdehnung nach angegeben werden. Vergrösserung ca. 30fach. (cf. Tafelfigur 30.)

Das Tuberculum impar ragt als eine breite Leiste in das Lumen vor. Sein hinteres Ende ist durch die noch kenntliche Stelle der medialen Thyreoideaanlage markiert, seine lateralen Partien fallen zu den Seitenteilen der ersten Schlundbogen sanft ab und haben dort keine gute Abgrenzung.

Die zweiten Schlundbogen sind von den ersten durch die flachen ersten Schlundtaschen abgegrenzt, nur in ihren lateralen

Teilen sind sie voluminös. Von der medianen Kopulabildung, die auch im hinteren Teile kaum verändert ist, werden sie fast vollständig durch die mächtigen dritten Bogen abgedrängt. An dem vorderen Rande der Copula liegt die mediane Thyreoidea-anlage. Die vierten und fünften Bogen sind schon in der Rückbildung begriffen, womit dann die bekannte orale Vorschiebung der Kehlkopfgegend zusammenhängt.

Wieder ist dann im folgenden Stadium die starke Vergrösserung des oralen Abschnittes gegenüber den aboralen Teilen hervorzuheben (Stadium V).

Nun sieht man aber mit aller Deutlichkeit, dass die Entwickelung der Sperlingszunge sich wesentlich von der der Entenzunge unterscheidet. Bisher waren die Übereinstimmungen bei den beiden Spezies doch sehr bedeutend, obwohl auch schon frühzeitig Differenzen vorhanden waren, jetzt aber kommen z. T. gewiss überraschende Unterschiede.

Die nun folgenden Abbildungen der Tafeln sind alle nach Zeichnungen angefertigt worden, die ich nach dem Originalpräparat machte. Bei den Embryonen, die fast alle in Zenker-scher Flüssigkeit konserviert waren, wurde unter der Lupe die Unterkiefergegend präpariert und bei starker Vergrösserung mit möglichster Benutzung intensiver Beleuchtung, sodass die Reliefbildungen möglichst gut hervortraten, gezeichnet. Bei den Abbildungen ist zu bedenken, dass sie nicht, namentlich nicht bei den jüngeren Stadien, die Ansicht so wiedergeben, wie sie bei einer fixen Lichtquelle erscheinen, sondern dass alles hineingezeichnet wurde, was bei vielfachem Wechsel der Stellung des Präparates zum Lichte deutlich wurde. Nur dann geben die Bilder ein klares Bild von den wahren Verhältnissen.

So ist die Abbildung der Tafelfigur 31 zu beurteilen.

Man bemerkt zunächst, dass der orale Rand des Unterkiefers recht beträchtlich nach vorn vorgewachsen ist. Zugleich haben sich die seitlichen Zungenwülste an den vorderen Abhang

des Tuberculum impar angelegt, ohne aber ganz vollständig mit ihm verschmolzen zu sein, denn man bemerkt eine deutliche Grenze zwischen den beiden Gebilden. Soweit ich es an den Stadien verfolgen konnte, kommt es beim Sperling nicht zu der Bildung der vorderen Furche und der Grube, die an der Spitze der Zungenanlage der Ente liegt, wenigstens nicht bevor sich die seitlichen Zungenwülste an das Tuberculum angelegt haben. Sobald dies aber erfolgt ist, kommt auch eine orale Abgrenzung der Zungenanlage zu stande, wie ich an einigen Rekonstruktionen sehen kann, die aber hier weiter nicht beschrieben werden sollen. Dabei ist besonders bemerkenswert, dass die seitlichen Zungenwülste an der Stelle, wo sie sich median zusammenlagern, zwar durch eine kleine Furche von einander getrennt sind, aber doch den vordersten Teil der Zungenanlage bilden und das Tuberculum impar von dieser Stelle abdrängen. Dies ist an den Tafelfiguren mit voller Deutlichkeit zu sehen.

Auf Schnitten ist aber in diesen Stadien kaum eine Andeutung davon, dass die beiden Zungenwülste sich dort aneinander gelegt haben, vorhanden, denn die nun vorhandene Zungenspitze ist ganz einheitlich.

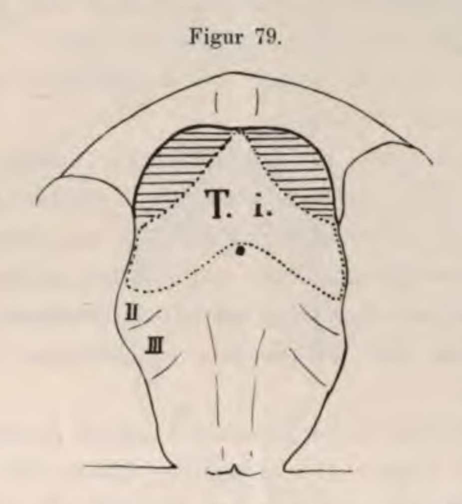
Das Tuberculum impar endet vorn zwischen den beiden Zungenwülsten zugespitzt (Textfigur 79) und breitet sich nach der Seite hin weit aus, sodass es mit seinen breitesten aboralen Partien den Zungenrand erreicht. Hinter diesen schliessen sich die medialen Reste der zweiten Schlundbogen an, denen dann die dritten folgen. In der Medianlinie liegt hinter dem Tuberculum impar noch die Stelle, wo sich die mediane Thyreoideaanlage vom Mundboden abgeschnürt hat (auf der Tafelfigur kenntlich), und dann folgt das als Copula bezeichnete Gebiet, das sich als flache Leiste bis zum Kehlkopfeingang hin erstreckt. Die vierten und fünften Schlundbogen sind schon weiter reduziert.

Die noch verhältnismäſsig breite Zungenanlage verschmälert sich nun im folgenden Stadium nicht unerheblich (Stadium VII).

Die median zusammenstossenden Zungenwülste bilden mit ihren Längsachsen einen spitzen Winkel, während sie vorher noch einen Winkel bildeten, der etwas grösser als ein rechter war (Tafelfigur 32).

Der orale Rand der Zunge ist wohl abgegrenzt, der hintere Rand jedoch noch nicht.

Figur 79.



Schematische Konturzeichnung des Mundbodens vom Sperling, Stadium VI, in der gleichen Grösse der Tafelfigur 31. Starke seitliche Ausdehnung des Tuberculum impar (T. i. mit punktierter Linie umgeben), an das sich vorn die seitlichen Zungenwülste angelegt haben. Der Punkt an der hinteren medianen Ausbiegung des Tuberculum impar ist die mediane Thyreoidea-anlage. II, III ungefähre Ausdehnung der zweiten und dritten Schlundbogen.

Das Tuberculum impar ist mit seinem oralen Ende zwischen die beiden seitlichen Zungenwülste eingeschoben und bildet eine mediane Erhabenheit, an die sich die Seitenteile abfallend anlegen.

Unmittelbar an die hinten offenen Schenkel des Tuberculum legen sich die zweiten und dritten Schlundbogen, die in der Medianlinie die Copula tragen, auf deren vorderen Abhang die Thyreoideaanlage noch immer zu sehen ist.

Es hat durchaus den Anschein, als wenn die medialen Seiten der zweiten Schlundbogen wieder etwas mehr in dem Relief des Mundbodens hervortreten als vorher. Wenigstens ist kein Grund vorhanden, die genau an der richtigen Stelle liegenden Wülste nicht für diese Bogen zu halten. Bei der Ente lässt sich fast das gleiche Verhalten konstatieren, nur wurde darauf nicht besonders hingewiesen, weil dort diese Tatsache nicht ganz so deutlich auftritt wie hier.

Von den übrigen Teilen des Mundbodens ist nichts bemerkenswertes zu vermelden.

Nun macht sich in den folgenden Stadien ein Prozess geltend, der darin besteht, dass die Reliefbildungen an der Zungenanlage in ihrer klaren Gliederung verschwinden und die ganze Zungenanlage ein mehr einheitliches Ansehen bekommt. Dies ist sowohl an einer Rekonstruktion (Stadium VIII) als an einem Präparat des Mundbodens zu erkennen (Stadium IX, Tafelfigur 33).

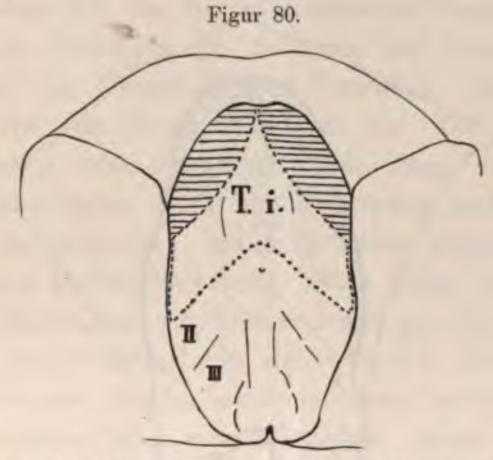
Die jetzt auch in den aboralen Partieen deutlich lateral begrenzte Zunge besitzt eine rundliche Spitze, die buckelförmig hervorragt und an die sich die vorderen Seitenteile der Zunge etwas abfallend anschliessen. An den vorderen Spitzenbuckel schliesst sich eine zweite mediane Erhabenheit, auch von rundlicher Form, an, die nach dem Aditus laryngis zu abfällt; von ihm wird sie durch ein kleines vierseitiges Feld getrennt, das etwas länger als breit ist. Der Kehlkopf ist wieder ein beträchtliches Stück oralwärts vorgewandert.

Hinter und lateral von der medialen Erhabenheit liegen auf jeder Seite zwei flache, durch eine leichte Falte von einander getrennte Wülste, die mit Leichtigkeit als die Reste der zweiten und dritten Schlundbogenteile gedeutet werden können, nur liegen sie jetzt mit ihren Längsachsen fast parallel, während sie früher nach hinten stärker divergierten. Zwischen den medialen Wülsten (III) liegt der Kehlkopf eingeschoben.

Der Seitenrand der Zunge ist vorn mit einer Einbuchtung versehen, von der aus der Kontur in einem lateral konvexen Bogen verläuft, nach dem dann etwas vor der Kehlkopfgegend wieder eine Einziehung kommt.

Es fragt sich nun, wie sind diese Bildungen zu deuten und wie verteilen sich in ihnen die bisher bekannten Abschnitte des Mundbodens.

Figur 80.



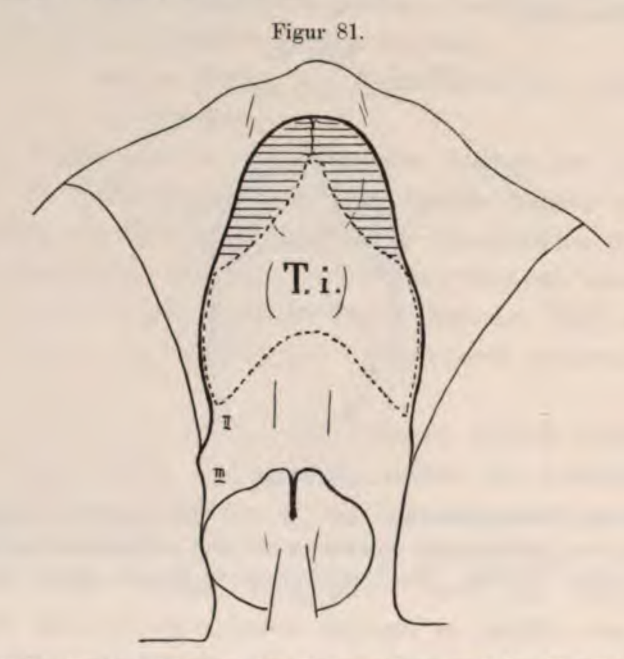
Schematische Umrisszeichnung des in der Tafelfigur 32 abgebildeten Stadium vom Sperling. Die Bezeichnungen sind vollkommen dieselben wie in der vorigen Textfigur. Die Vergrösserung ist dieselbe wie in der Tafelfigur.

Man wird nicht fehlgehen, wenn man die vordere Spitze entstanden denkt aus den sich vorwölbenden, an einander gelegten Enden der seitlichen Zungenwülste. Ungefähr in der Gegend der beginnenden Verbreiterung der Zunge werden sich die lateralen hinteren Enden der seitlichen Zungenwülste befinden. Der zweite, aboral von dem Spitzenhöcker liegende Hügel wird dem Tuberculum impar angehören, dessen hinteres Ende durch den aboralen Abhang des Hügels bezeichnet wird.

Die nach der Ausladung des Zungenrandes folgende Einziehung wird dann dem lateralen Teil des Tuberculum impar

angehören. Daran schliesst sich nach hinten das Gebiet der zweiten und dritten Schlundbogen an, von deren Abtrennung oben schon gesprochen wurde. An der Tafelfigur ist die Abgrenzung der einzelnen Bogen auf der rechten Seite mit einiger Sicherheit möglich. Die Textfigur 81 gibt dann die schematische Verteilung der einzelnen Zungenbildner.

Figur 81.



Schematische Umrisszeichnung der Zungenanlage und des Mundbodens des Sperlings, Stadium IX, nach der Tafelfigur No. 33. Die Bezeichnungen sind dieselben wie vorher. Die Vergrösserung ist dieselbe wie bei der Tafelfigur. Der Aditus laryngis ist nicht bezeichnet.

Noch verwischter werden die einzelnen Abteilungen des vorderen Abschnittes der Zunge an einem ganz wenig älteren Stadium X, dessen Abbildung in der Tafelfigur 34 gegeben ist. Durch die einfache Betrachtung ist es kaum möglich, die Abgrenzung des Tuberculum impar von den seitlichen Zungenwülsten zu machen. Erst die genaue Vergleichung mit den

verschiedenen vorhergehenden Stadien ermöglicht die sichere Orientierung.

Die Skizze in der Textfigur 82 zeigt die Ausdehnung der seitlichen Zungenwülste und des Tuberculum impar an. Die Lagerung der einzelnen Teile ist, wie man sieht, genau dieselbe geblieben, die Abgrenzung ist jedoch nur dann möglich, wenn man die vorhergehenden Stadien kennt.

Im Stadium XI, das bei zwanzigfacher Vergrösserung gezeichnet wurde (Tafelfigur 35), ist neben der schnabelförmigen Verlängerung des Unterkiefers zu bemerken, dass mit ihm der orale Teil der Zunge verlängert ist. Die gleichmäfsig sich von hinten nach vorn zuspitzende Zunge lässt auf der Oberfläche eine flache, nach hinten T-förmig gestaltete Leiste erkennen, die gegenüber den abfallenden Seitenflächen der Zunge ziemlich deutlich hervortritt. Nach hinten von der Leiste liegt in der Medianlinie ein kleiner dreiseitiger Höcker, dessen Spitze nach dem Kehlkopf hin zieht. Seitlich von ihm liegen die nun schon ganz deutlich als Zungengrund zu bezeichnenden Teile, die einzelne Falten erkennen lassen, denen aber für die etwaige Abgrenzung der zweiten und dritten Schlundbogen keine Bedeutung mehr zukommen kann. Unschwer sind die Enden des queren T-Schenkels als die lateralen hinteren Teile des Tuberculum impar wieder zu erkennen, das vorn gegen die Gebiete der seitlichen Zungenwülste nicht abgrenzbar ist, denn dort liegt der etwas veränderte, aber noch wohl kenntliche rundliche Zungenspitzenbuckel.

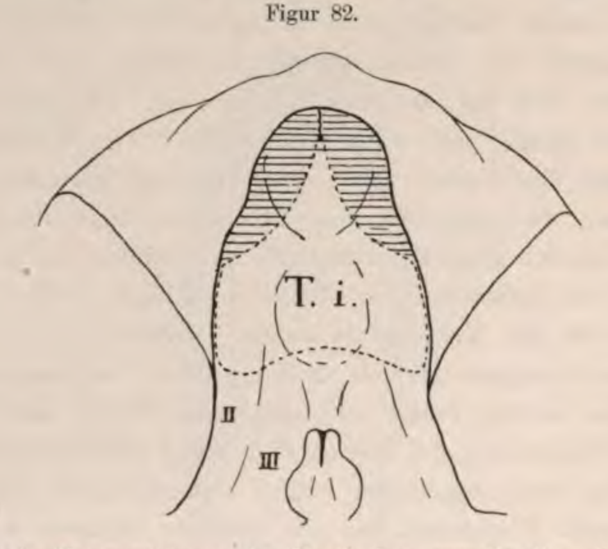
Die vor dem Kehlkopf gelegene Bildung ist zweifellos aus dem vierseitigen Felde entstanden, das im vorigen Stadium vor dem Kehlkopfeingang und hinter dem rundlichen Hügel lag. Dieser letztere liegt nun an der Stelle, wo der hintere und vordere T-Schenkel zusammenstossen.

Nun beginnt die Zungenanlage namentlich in den vorderen Partieen über den vorderen Rand hervorzuwachsen, sodass man

nun von dem freien Seitenrand und der freien Zungenspitze sprechen kann.

Im Zungengrunde ist die seitliche Abgrenzung der Zunge noch nicht besonders deutlich; wie aber ein Blick auf die Abbildung der Zunge des erwachsenen Tieres lehrt, ist dort wie bei allen Vögeln, die Abgrenzung niemals durch einen besonders tiefen Graben bezeichnet.

Figur 82.



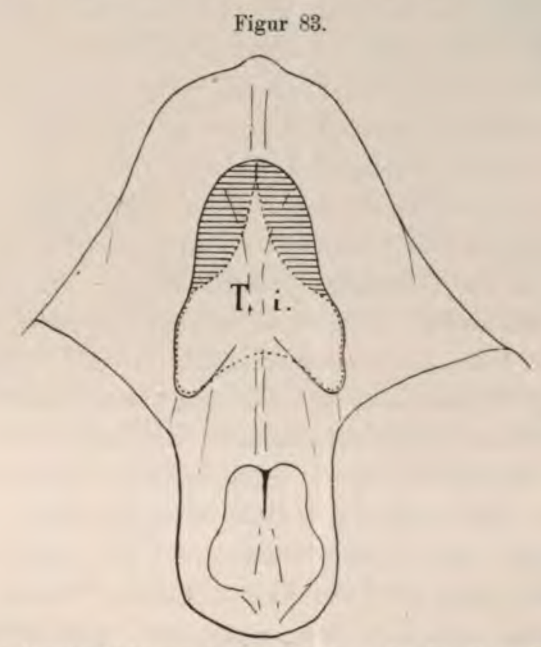
Schematische Konturzeichnung des Mundbodens vom Sperling, Stadium X. In derselben Grösse wie die Tafelfigur 34 gezeichnet. Die Buchstaben etc. ebenso, wie in den übrigen Textfiguren gleicher Art.

Im Stadium XIII, das bei 30 facher Vergrösserung gezeichnet, zur Reproduktion aber um ein Drittel verkleinert wurde (Tafelfigur 36), ist die Form der fertigen Zunge schon recht deutlich zu sehen. Namentlich treten die beiden lateralen hinteren Zungenspitzen deutlich vor, indem sie über ihre Basis hinauszuwachsen beginnen.

Die im vorigen Stadium auf dem Zungenkörper, wie wir jetzt schon sagen können, sichtbare **T**-förmige Erhabenheit ist

noch zu erkennen, hat sich aber in eine Y-förmige Figur umgewandelt. Der senkrechte Schenkel des Y liegt oralwärts und endet dort in dem rundlichen Zungenspitzenhöcker, dessen Seitenteile sich allerdings abzuflachen beginnen, während die beiden andern Schenkel demnach aboral gewendet sind und an den hinteren Zungenspitzen enden (Figur 83).

Figur 83.



Schematische Umrisszeichnung des Mundbodens des Sperlings, Stadium XIII, mit Einzeichnung der seitlichen Zungenwülste und des Tuberculum impar. Bezeichnung wie vorher. Vergrösserung wie die Tafelfigur 36.

Zwischen diesen beiden Schenkeln, die den aboralwärts offenen Winkel bilden, liegt der Zungengrund, der Raum zwischen Zungenkörper und Kehlkopf. Er hat in der Mitte, wo man eine Epiglottis bei höheren Tieren liegen sieht, eine längsverlaufende Leiste, die sich aus dem dreiseitigen Felde des vorigen Stadiums entwickelt hat. Man hat in diesem ganzen Gebiet die Derivate des zweiten und dritten Schlundbogens zu

suchen, ich glaube aber nicht, dass man in einer der dort verlaufenden Falten noch einen Rest einer Trennungslinie der beiden Teile suchen darf.

Der spaltförmige Kehlkopfeingang ist epithelial verschlossen, wie wir dies ähnlich bei der Ente fanden.

In diesem Stadium ist wieder zu bemerken, dass der Unterschnabel stärker vorwächst als die Zunge selbst. Darauf wurde bei der Ente ausführlicher eingegangen. Soweit ich gesehen habe, bestehen hier beim Sperling in dem Wachstum ganz ähnliche Prinzipien, daher soll nicht im einzelnen auf diese Dinge noch einmal eingegangen werden.

Ganz leicht schliesst sich nun das allerdings wesentlich ältere Stadium an, das präpariert wurde und bei 15facher Vergrösserung in der Tafelfigur 37 abgebildet ist. (Stadium XV.)

Die Veränderung, die dort zu sehen ist, besteht eigentlich nur in den Wachstumsverschiebungen. Der Unterkiefer ist schnabelartig vorgewachsen und die Zunge ist ebenfalls in ihrem vorderen Abschnitt nicht unerheblich verschmälert und länger geworden. Die immer noch verhältnismäfsig breiten hinteren Teile zeigen die weit aboralwärts vorgewachsenen hinteren Zungenspitzen. Sowohl die vordere, wie die beiden hinteren Zungenspitzen sind jetzt von kleinen Papillen besetzt, die im ersten Auftreten rundlich sind, später aber spitz werden, sich also zu Zotten von kegelförmiger Gestalt entwickeln.

Der Winkel, den die beiden Längsachsen der hinteren Zungenzipfel mit einander bilden, ist kleiner geworden.

Jetzt ist auch im Zungengrund auf jeder Seite eine Falte aufgetreten, die als laterale Grenzfurche dieses Zungenabschnittes aufgefasst werden muss. Diese Falte wird aber jederseits von den hinteren Zungenzipfeln nicht unbeträchtlich überragt.

Zu dem Aditus laryngis zieht ein Rest der im Stadium XII beschriebenen Leiste, die dann den vertieften, eigentlichen Aditus

als kleiner Wulst umgibt. Auch hier am hinteren Ende des Kehlkopfeinganges treten die rundlichen perlschnurartig angeordneten Hügel auf, die sich auch hier zu kegelförmigen Zotten umwandeln.

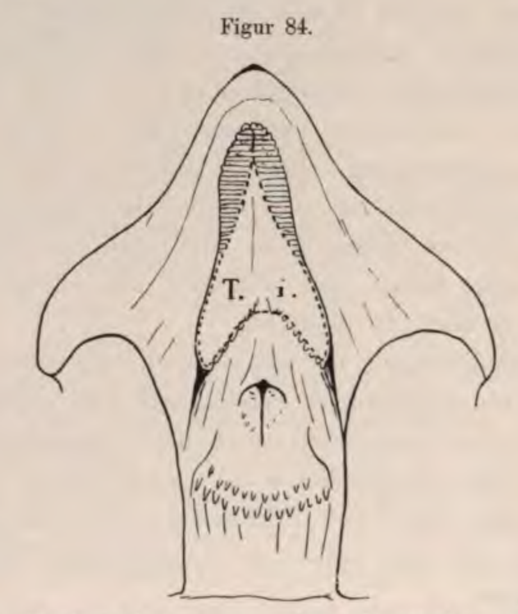
Bei dem neugeborenen Sperling, Stadium XVI, dessen Unterkiefer mit der Zunge in dem Bilde der Tafelfigur 38 wiedergegeben ist, ist das Wachstum des Unterschnabels gar nicht erheblich, dagegen ist aber die Zunge endlich dem Wachstum des Schnabels nachgekommen, indem sie nahe an den vorderen Schnabelrand herangekommen ist. Die Form der Zunge ist nur unwesentlich verändert, indem sie im hinteren Abschnitt verhältnismäfsig schmaler geworden ist und so sich in ihren Breitendimensionen der Breite des Zungengrundes genähert hat, den sie bislang nicht unerheblich überragte. Auf der Zungenspitze haben sich zahlreiche kleine warzenförmige Bildungen verbreitet (Textfigur 84).

Der Kehlkopfeingang hat sich dadurch umgestaltet, dass die Wülste, die den spaltförmigen Schlitz begrenzen, schmaler und schlanker geworden sind, was man bei dem Vergleich der Zottenstellung mit der des Stadiums XV sehen kann. Statt der bisher einfachen Reihe von Exkrescenzen sind nun zwei aufgetreten, die sich alle schon zu kegelförmigen Zotten umgewandelt haben.

Vergleicht man den Unterkiefer und die Zunge des neugeborenen Sperlings mit den Bildungen des Erwachsenen (Tafelfigur 39), so sieht man, dass jetzt der Hornschnabel die Zunge nicht unbeträchtlich überwachsen hat, dass die ganze Zunge verhältnismäfsig länger und schlanker geworden ist und dass der vordere Teil durchaus nicht besonders schmaler ist als der hintere Abschnitt, der die beiden langen Zipfel besitzt. Am vorderen Teil der Zunge sind leistenförmige Bildungen, die im leichten Bogen quer herüberziehen, aufgetreten und alle Zotten oder Franzenbildungen haben den kegelförmigen Habitus be-

kommen. Die Verteilung des Tuberculum impar und der seitlichen Zungenwülste wird durch die Textfigur 85 ohne weiteres klar, hat sich zudem gegen die früheren Stadien prinzipiell gar nicht geändert, so dass kein Wort darüber weiter zu verlieren ist. Der Aditus laryngis ist natürlich weit geöffnet, hat die Gestalt eines schlanken Papierdrachens und ist hinten von den Zotten besetzt.

Figur 84.

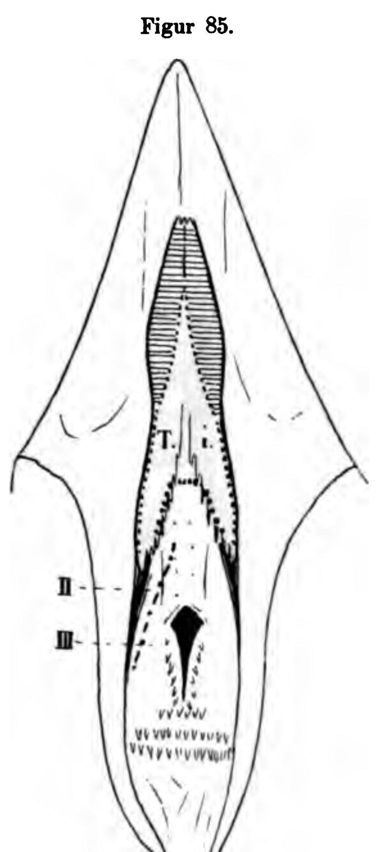


Schematische Umrisszeichnung von dem Mundboden des Sperlings. Stadium XVI (neugeboren). Bezeichnungen wie vorher. Vergrösserung wie die Tafelfigur 38.

Die Unterfläche der Zunge zeigt glatte abgerundete Flächen; im hinteren Teil findet sich eine längsverlaufende Falte, die aboral weiter in eine Faltenbildung, die neben dem Zungengrund liegt, zu verfolgen ist. Beim neugeborenen Tier ist diese deutlicher als beim Erwachsenen, aber auch ziemlich unscheinbar. Sie kann also auch hier immerhin als sehr rudimentäre Scheidenbildung gedeutet werden.

Die innere Organisation der Sperlingszunge, zeigt bei weitem nicht die komplizierte Form der Entenzunge. An der Spitze, auf dem medianen imparen Knorpelstück (s. u.) liegen

Figur 85.



Schematische Umrisszeichnung der Zunge und des Unterkiefers von einem ausgewachsenen Sperling mit Einzeichnung der zungenbildenden Gebiete. Bezeichnung wie vorher (horizontal schraffiert = seitliche Zungenwülste, mit punktierter Linie umgeben = Tuberculum impar T. i.) II, III = zweiter und dritter Schlundbogen. Vierfache Vergrösserung. (cf. Tafelfigur 39).

zahlreiche weite Venen, die eine ähnliche Bedeutung haben mögen, wie die paarigen Plexus bei der Ente. Fettkörper kommen nicht zur Entwickelung, dafür wäre auch kaum Platz,

da die Zunge des Sperlings von dem Skelett, den Drüsen und den Muskeln zu sehr in Anspruch genommen ist.

Da von dem median gelegenen Entoglossum ein Bindegewebsstrang nach dem Dorsum linguae aufsteigt, ist eine Art Septumbildung vorhanden.

Über die Beziehungen der Sperlingszunge zu dem Gaumen, der weit offen ist, hat Göppert (03) das wichtigste gesagt und abgebildet, ich kann daher auf seine interessanten Ausführungen verweisen.

Entwickelung des Skelettsystems.

Die Entwickelung des Skelettsystems der zur Untersuchung herangezogenen Gegend des Unterkiefers und des Hyobranchialskelettes geht beim Sperling zunächst ganz ähnlich vor sich wie bei der Ente.

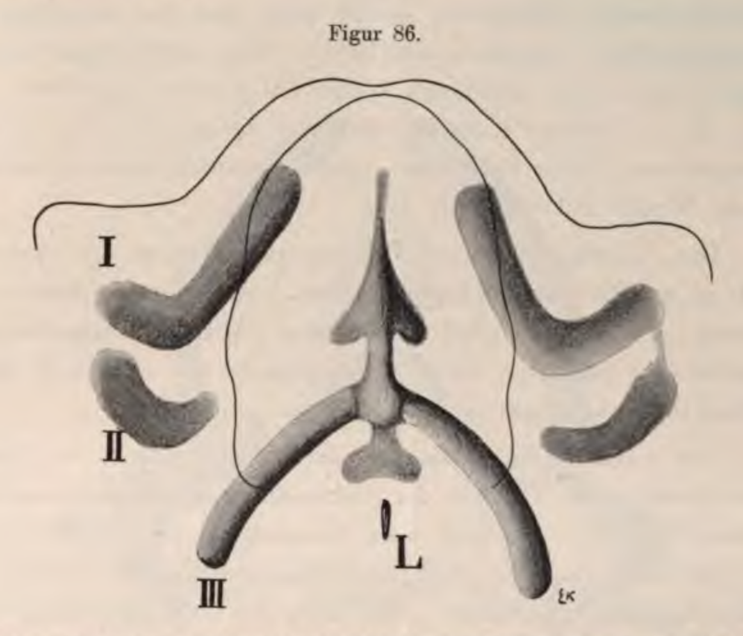
Die Textfigur zeigt die Rekonstruktion des Skelettes (Stadium V) von der dorsalen Seite her gesehen. Das gesamte System ist noch vorknorpelig, und an dem mittleren Teil der Copula beginnt sich eine minimale Menge von hyaliner Grundsubstanz zu bilden.

Die ersten Schlundbogen enthalten den Unterkieferknorpel, von dem noch kein Quadratum zu gliedern ist. Die lateralen, zugleich nach dem Schädel hin gewendeten Enden sind am wenigsten deutlich differenziert. Dort ist es stellenweise sogar unmöglich, eine scharfe Grenze des ersten und zweiten Bogenknorpels zu finden. Die vorderen medialen Enden der Knorpelanlage stehen noch ziemlich weit auseinander.

Die im zweiten Bogen liegenden Vorknorpel sind kurz, haben aber im allgemeinen einen ähnlichen Verlauf wie die ersten Knorpelanlagen, reichen aber bei weitem nicht so medial wie die ersten.

Die dritten Bogenknorpelanlagen liegen noch in den deutlich erkennbaren Resten des dritten Schlundbogen, reichen am weitesten medial, indem sie sich an der median gelegenen Copula befestigen. Man sieht deutlich, dass sie sich dort als gesonderte Stücke ansetzen, dass sie also nicht mit der Copula verschmolzen sind.

Figur 86.



Zeichnerische Rekonstruktion der Skelettanlagen des Mundbodens vom Sperling, Stadium V. Fast 50fache Vergrösserung, die Konturen des Unterkieferrandes und der Zunge sind eingezeichnet. Die Anlagen der drei ersten Bogenknorpel sind mit I, II, III bezeichnet. K = Kehlkopfeingang. Auf der rechten Seite ist der Zusammenhang der lateralen Enden der ersten beiden Knorpelanlagen angedeutet.

Diese Copula besteht aus einem etwas verdickten Stück, an dem die dritten Bogenanlagen ansetzen, von dem aus nach vorn und aboral je eine median gelegene Vorknorpelmasse zieht, deren Abgrenzung wesentlich undeutlicher ist als die der mittleren Partie und der dritten Schlundknorpel.

Die oral ziehende Masse ist pfeilspitzenartig wie das vorderste Ende bei der Ente, die hintere Masse begibt sich zum Kehlkopf, an dessen Lumen sie entlang zieht, und den sie von der oralen Seite zangenförmig umfasst.

In dem nächsten Stadium, das rekonstruiert wurde (Textfigur 87, Stadium VII) ist in allen Knorpelanlagen schon hyaline Grundsubstanz aufgetreten, sodass also jetzt die Abgrenzung der Skelettteile wesentlich leichter ist. Die ersten Bogenstücke haben sich in die bekannten beiden Abschnitte gegliedert, in den Meckelschen Knorpel und das Quadratum (Q). Die Längsachsen beider Teile fallen nicht zusammen, sondern bilden einen Winkel mit einander.

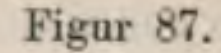
Die Unterkieferknorpel konvergieren stärker und haben sich in der Mittellinie stärker genähert. Am hinteren Ende beginnen sich die Fortsätze auszubilden Mit dem Quadratum besteht eine gelenkige Verbindung, letzteres hat seinerseits eine Gelenkverbindung mit der Schädelbasis.

Die zweiten Knorpelbogen haben sich bereits zu dem charakteristischen Gebilde der Columella umgewandelt, dessen medialer Fortsatz ziemlich weit ventralwärts zieht, weiter als bei der Ente. Sie hat noch einen bindegewebigen Zusammenhang mit dem Quadratum. Die Platte der Columella ist in die knorpelige Gehörkapsel eingefügt.

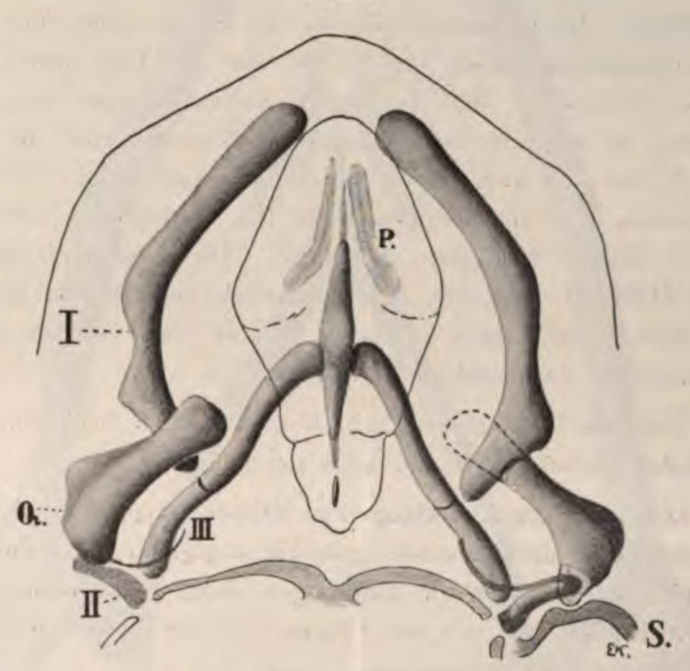
Die dritten Knorpel sind bedeutend länger geworden und lassen schon den Zerfall in zwei Abteilungen erkennen, wie es in der Textfigur angezeichnet ist. An ihrem Ansatze an der Copula sind sie noch vorknorpelig. Ihre Konvergenz ist stärker geworden, d. h. sie stossen jetzt in einem spitzeren Winkel zusammen.

Die Copula hat sich stark verändert, indem an ihrem oralen Teile nur eine einfache schlanke vorn vorknorpelige Spitze vorhanden ist, die auf dem verbreiterten mittleren Teile

aufsitzt, der die Artikulation mit den dritten Bogenstücken besitzt. Der von dort aboral verlaufende Fortsatz geht an dem Kehlkopf und der Trachea entlang und endet ebenfalls spitz; an ihm sind die zungenförmigen Spangen nicht mehr vorhanden.



Figur 87.



Rekonstruktion des Hyobranchialskelettes des Meckelschen Knorpels und des Quadratum vom Sperling, Stadium VII. I = Meckelscher Knorpel. Q. = Quadratum. II = Columella. III = dritte Bogenknorpel. S. = Schädelbasis resp. Gehörkapsel. P. = Paraglossum. Die Konturen der Zungenanlage, sowie des vorderen Randes des Unterkiefers sind eingezeichnet. Vergrösserung ca. 30fach.

Zu beiden Seiten des oralen Endes der Copula treten nun zwei vorknorpelige Anlagen auf, die in der Textfigur mit P bezeichnet sind, sie entsprechen den als Paraglossumanlage bei der Ente erwähnten Bildungen. Nur sieht man hier keinen

Zusammenhang der paarigen Bildungen. Dass sie sich direkt aus den flügelförmigen Fortsätzen der Copula im vorigen Stadium ableiten lassen, konnte nicht bemerkt werden. Ihre Beziehungen, so wie die der früheren Fortsätze zu Muskelansätzen sind genau dieselben wie bei der Ente.

Die Rekonstruktion vom Stadium XII. ist in der Textfigur 88 abgebildet. Die Grössenverhältnisse des Meckelschen Knorpels zum Quadratum haben sich in der bei der Ente erwähnten Weise verändert. Jetzt ist der Unterkieferknorpel ungefähr fünfmal so lang wie das Quadratum, während vorher ihr Verhältnis fast 1 : 2 war. Beide Teile sind gelenkig mit einander verbunden und am aboralen Ende des Unterkiefers sind die beiden starken Fortsätze entstanden. Diese Knorpel stossen vorn schon fast zusammen, und bilden einen viel kleineren Winkel als vorher. Sie zeigen in ihrem Verlauf noch eine deutliche Krümmung, die allmählich immer geringer wird.

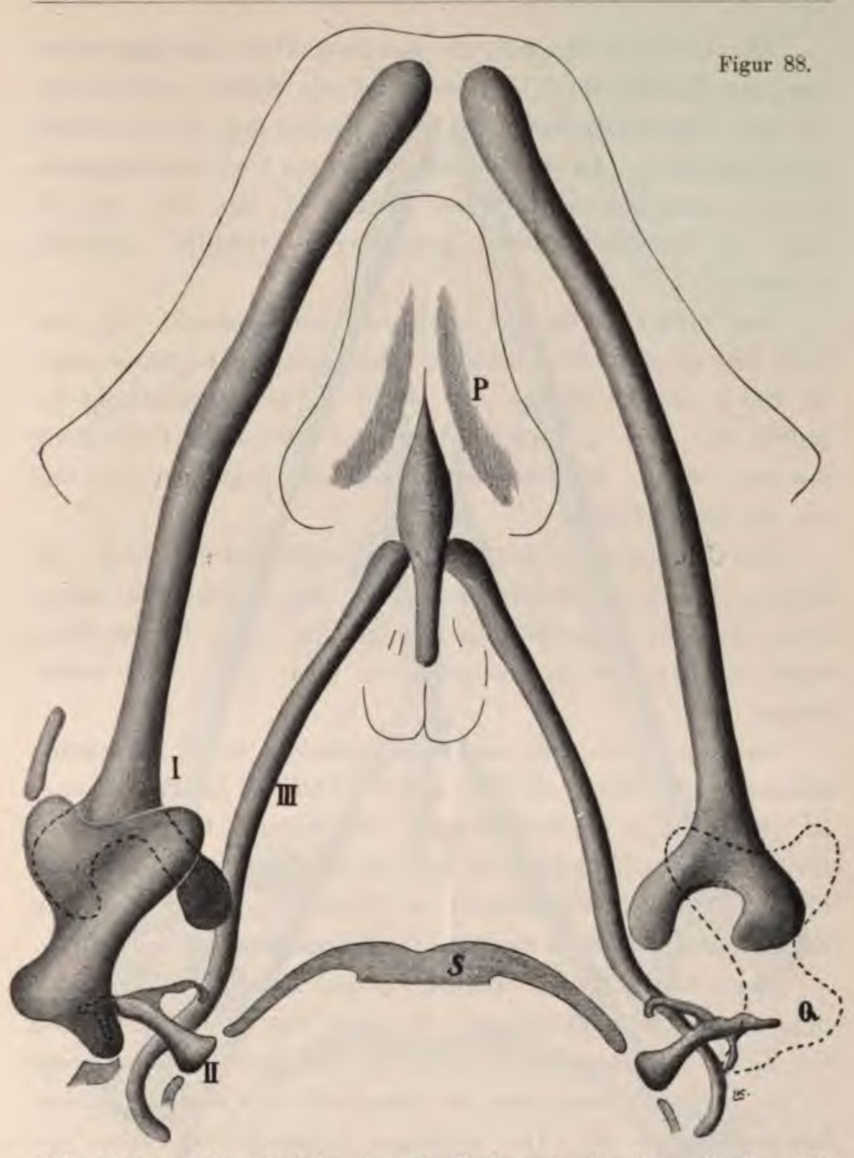
Über die Columella ist kein Wort weiter zu verlieren. Ihr medialer Fortsatz ist immer noch ziemlich lang.

Die sehr stark verlängerten dritten Bogenknorpel sind namentlich in ihren aboralen gelenkig abgegliederten Teilen die zugleich am Ende stark umgebogen sind, gewachsen. Ihre oralen Enden sind mit der Copula und der ganzen Zungenanlage nach vorn gewachsen.

Die Copula hat sich, abgesehen davon, dass auch sie mächtiger geworden ist, nicht wesentlich verändert. Ihre beiden Fortsätze sind noch vorhanden.

Die Anlagen des Paraglossale bestehen noch aus Vorknorpel und zeigen nun in ihren medialen, mittleren Gebieten einen bindegewebigen Zusammenhang. Die hinteren Teile der paarigen Bildungen ragen bereits in die Anlagen der hinteren Zungenzipfel hinein.

Figur 88.



Rekonstruktion des Skelettes des Mundbodens des Sperlings, Stadium XII, von der dorsalen Seite her gesehen. Das Quadratum (Q) nur auf der rechten Seite gezeichnet. Die Konturen des Unterkieferrandes und der Zunge sind angegeben.

S = Andeutung der Schädelbasis.

P = Anlagen der Paraglossumspangen in der Zunge.

Gezeichnet bei ca. 40facher Vergrösserung, zur Reproduktion um 1/5 verkleinert.

Die Textfigur 89 zeigt die Rekonstruktion der Skelettteile vom Sperlingstadium XV. Jetzt sind alle Stücke vorknorpelig. An dem Unterkiefer treten die Belegknochen auf, die aber nicht gezeichnet sind. An der lateralen Seite des Unterkieferknorpels ist ein neues Knorpelstückchen entstanden, das dem bei der Ente an derselben Stelle geschilderten Gebilde entspricht (Coronoid).

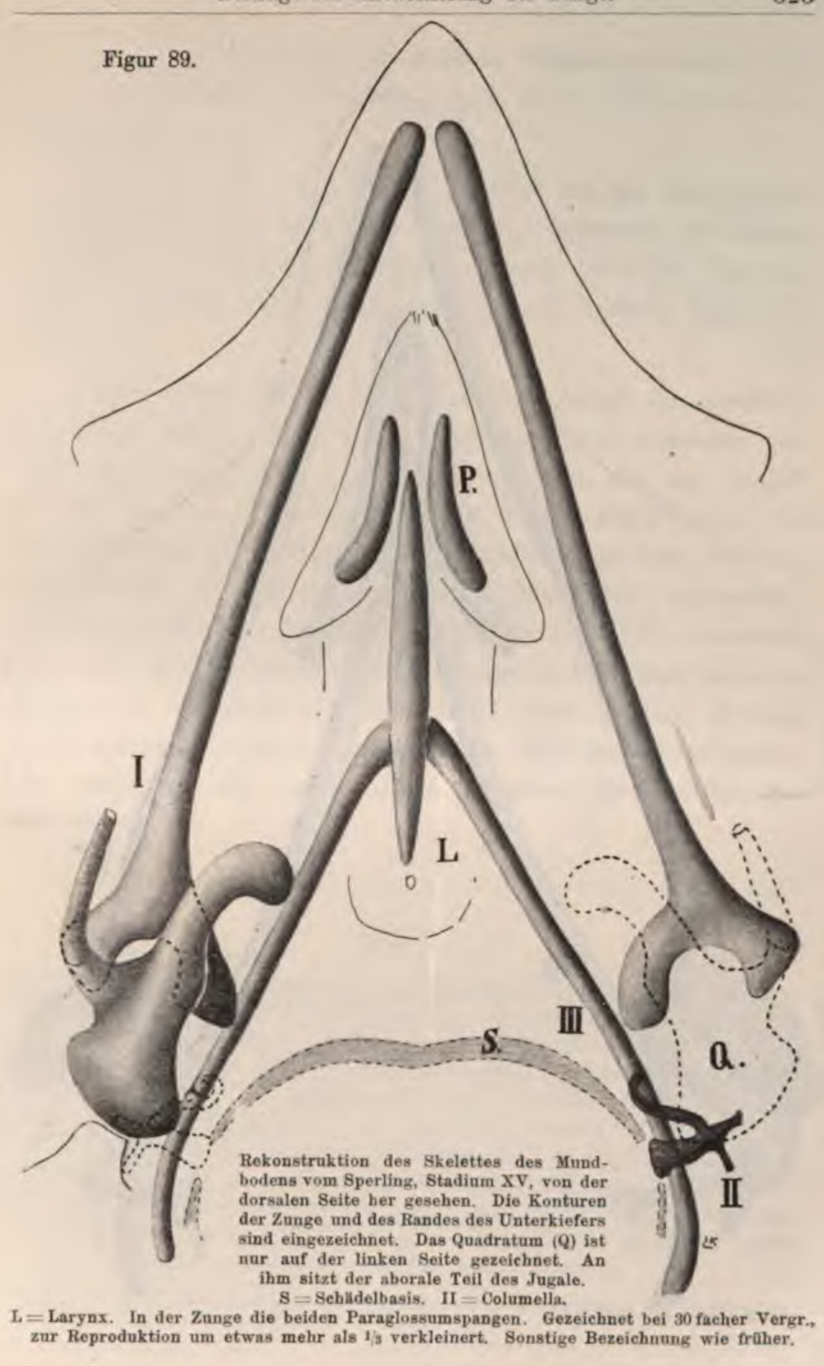
Der Unterkieferknorpel selbst hat sich gestreckt. Er verläuft fast gerade. Sein hinteres Ende, das die Fortsätze trägt, ist dicker als die Spange, die schon in der Rückbildung begriffen ist. Das Quadratum hat seine gelenkige Verbindung mit dem Jugale, das schon zu verknöchern begonnen hat, und mit der Schädelbasis.

Die Columella, die mit II bezeichnet ist, hat sich nicht verändert. Die dritten Bogen sind wieder länger geworden, zeigen nicht mehr die hakenförmige Umbiegung nach der medialen Seite, sondern sie fangen schon an sich nach oben auszubiegen.

Die Copula ist nicht wesentlich verändert, sie ist im ganzen schlanker geworden. In den paarigen Anlagen des Paraglossum ist jetzt hyaline Knorpelsubstanz aufgetreten. Ihre Form ist annähernd dieselbe geblieben, und sie sind noch an den medialen Seiten durch straffes Gewebe in Verbindung. Ihre hinteren Zipfel ragen wieder in die hinteren Zungenzipfel hinein.

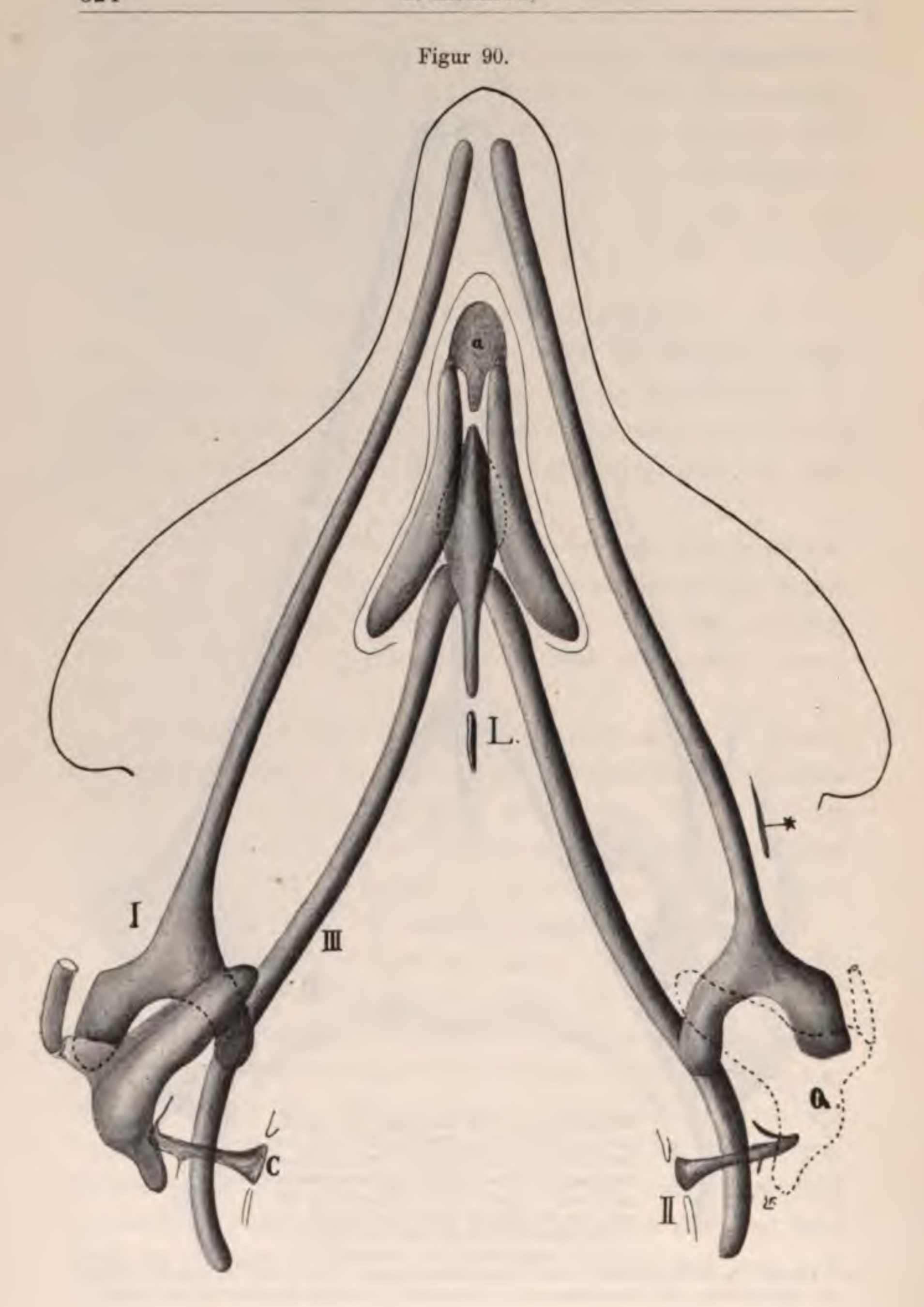
Beim neugeborenen Sperling, dessen Knorpel in der Textfigur 90 dargestellt sind, ist vor allem das Weiterverwachsen der Zunge zu bemerken, wodurch sie mit ihrem Gerüst weiter in den spitzen Winkel, den die Unterkiefer mit einander bilden, hineingeschoben ist. Die sonstigen Unterschiede werden am besten klar, wenn man die beiden Textfiguren 89 und 90 vergleicht; wir wollen, um uns kurz zu fassen, nur sagen, dass die beiden Paraglossumelemente dicker geworden sind und dass auch der vordere Teil der Copula sich verdickt hat und sich

Figur 89.



Rekonstruktion des Skelettes des Mundbodens vom Sperling, Stadium XV, von der dorsalen Seite her gesehen. Die Konturen der Zunge und des Randes des Unterkiefers sind eingezeichnet. Das Quadratum (Q) ist nur auf der linken Seite gezeichnet. An ihm sitzt der aborale Teil des Jugale. S = Schädelbasis. II = Columella. L = Larynx. In der Zunge die beiden Paraglossumspangen. Gezeichnet bei 30facher Vergr., zur Reproduktion um etwas mehr als 1/3 verkleinert. Sonstige Bezeichnung wie früher.

Figur 90.



unter die medialen Seiten der ersteren heruntergeschoben hat. Dort sind auch diese medialen Seiten durch Bindegewebe in Zusammenhang.

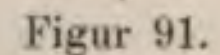
Da wo der Kopulafortsatz sich dicht an die knorpeligen Entoglossumspangen anlegt, hat sich nun jederseits ein Gelenk ausgebildet. Besonders hervorgehoben mag auch die Tatsache werden, dass die ganze Kopulabildung, die median liegt, einheitlich ist.

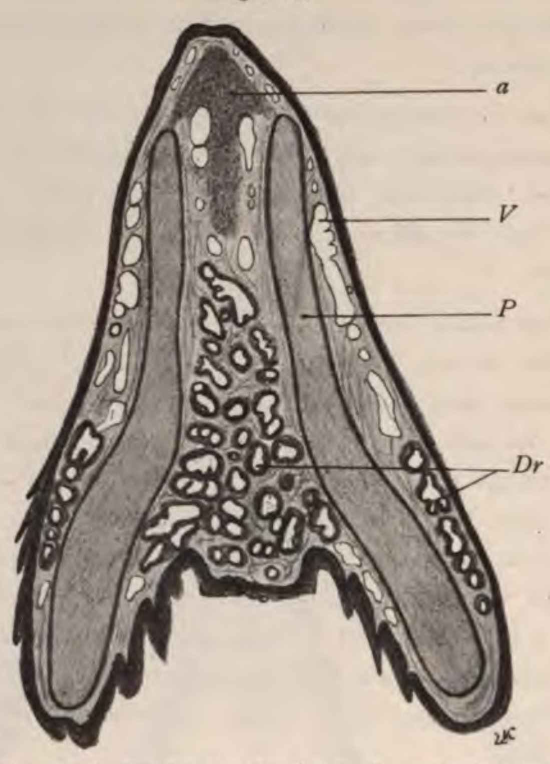
In dem festen Gewebe, das die unteren Seiten der vorderen Enden der beiden Teile des Paraglossum mit einander verbindet, kann man jetzt auch Knorpel sehen, der die Gestalt hat, die das mit a bezeichnete Stück der Textfigur zeigt. An einer allerdings jederseits nur kleinen Stelle hängt diese mediane Knorpelmasse mit den beiden grossen Seitenteilen zusammen, sodass man keine Trennung sehen kann, und besitzt diese mediane Masse sehr viel weniger Knorpelsubstanz als die beiden lateralen Spangen (cf. Textfigur 91). Man kann diese mediane Bildung als eine unpaare mediane Fortsetzung der seitlichen Paraglossumteile auffassen, die nach hinten zwischen diese weiter gewachsen ist.

Figur 90.

Rekonstruktion des Knorpelskelettes des Mundbodens etc. vom Sperling (neugeboren), von der dorsalen Seite her gesehen. Die Konturen des Unterkieferrandes und der Zunge sind angegeben. Das Quadratum mit dem Ansatzteil des Jugale ist auf der rechten Seite nur punktiert umrandet. Neben dem Unterkieferknorpel, dessen Belegknochen nicht gezeichnet sind, das isoliert auftretende Knorpelstückchen *, das im Text erwähnt ist. Hinter dem aboralen Ende der Copula der Kehlkopfeingang (L). In der Zunge die Paraglossumspangen, die vorn das kleine Knorpelplättchen (a) zwischen sich fassen, mit dem ihre ventralen vordersten Teile zusammenhängen. Der orale Teil der Copula wird von den Paraglossumteilen bedeckt (punktierte Linie), dort befinden sich Gelenke. C = Columella.

Gezeichnet bei 17facher Vergrösserung, zur Reproduktion um $^1/_5$ verkleinert.


Figur 91.



Horizontalschnitt durch den Körper der Zunge des neugeborenen Sperlings.
a = vorderes unpaares Knorpelstück.
V = Venen
P = Paraglossale.
Dr = Drüsen.
Vergrösserung ca. 30fach.

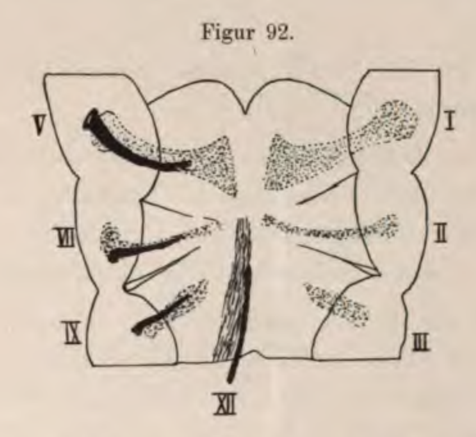
Bei dem erwachsenen Sperling verknöchern alle Teile des Knorpelgerüstes des Zungenbeins, nur der vorderste mediane Abschnitt bleibt in ähnlicher Form dauernd knorpelig bestehen. Dieses Stück ist, weil es sehr dünn ist, in der Literatur, so weit ich bemerken konnte, übersehen worden.

Entwickelung der Muskulatur.

Die Entwickelung der Muskeln beim Sperling bietet nur wenig besonderes; deshalb kann ich mich mit der Beschreibung kurz fassen.

In den ersten Stadien sind dieselben Zustände, wie wir sie bei der Ente beobachten konnten. Sie sind in der Textfigur 92 dargestellt. Hier ist wieder in der Umrisszeichnung des Mundbodens, der auf der Tafelfigur 30 dargestellt ist, der Verlauf der Muskelblasteme mit den Nerven angegeben, gerade so wie bei den früheren schematischen Figuren der Muskelentwickelung von der Ente.

Figur 92.



Schematische Rekonstruktion des Mundbodens, der durchsichtig gedacht ist, in den die Muskelblasteme und links die Nerven eingezeichnet sind. Vergrösserung ca. 30fach. I, II, III = Schlundbogen. V, VII, IX, XII = Gehirnnerven.

Wieder befindet sich in jedem der drei ersten Bogen das Blastem, zu dem der entsprechende Nerv tritt. Von der Gegend des Herzens her ist dann die Anlage der Hypoglossusmuskulatur genau wie früher zu verfolgen.

Ich habe mir besonders grosse Mühe gegeben, auch hier Klarheit über die erste Anlage der Hypoglossusmuskulatur zu bekommen, und habe in einigen Präparaten folgendes feststellen können. Das erste Myotom ist rudimentär, und ich habe seine Beteiligung an der Hypoglossusmuskulatur nicht erkennen können, obgleich einige Zellen in der in Rede stehenden Gegend ihrer Stellung nach zweifelhaft waren. Dagegen ist die Beteiligung der folgenden — der zweiten bis fünften — Myotome sicher.

Allerdings ist die Feststellung offenbar viel schwieriger als bei der Eidechse, die nach den Abbildungen von Corning zu urteilen, diese Verhältnisse viel klarer zeigt. Bei der Ente konnte ich dies bei weitem nicht so gut erkennen, wie hier beim Sperling.

So zeigt sich in der Gruppe der Sauropsiden hierin eine gute Übereinstimmung.

Die weitere Differenzierung ist dann so, dass alle vier Nerven sich bei der Versorgung der Muskeln der Zunge und des Zungenbeines beteiligen, dass also alle Blastemmassen in die Zunge bezw. in den Mundboden weiter hineinwachsen.

Ohne auf alle die Zwischenstadien einzugehen, die in dem Abschnitt bei der Ente ausführlicher beschrieben sind, verweise ich auf die Textfigur 93, die ein schon weiter fortgeschrittenes Stadium darstellt.

Die weit nach der Unterkieferspitze hin vorgewachsene Hypoglossusmuskulatur hat sich dadurch, dass der lange hintere Strang, der mit XII bezeichnet ist, sich an dem Bindegewebe festgeheftet hat, das später die Paraglossalia liefert, in zwei Abschnitte differenziert, die aber noch teilweise zusammenhängen. Der vorderste, der mit XII bezeichnet ist, liefert den M. geniohyoideus und genioglossus, der oral Anheftung an dem Bindegewebe gefunden hat, das zwischen den medialen Enden

der Meckelschen Knorpel liegt, und das später den Belegknochen liefert.

Im hinteren Teile ist die Hypoglossusmuskulatur so verändert, dass XII_1 an dem Horn des Zungenbeines inseriert, und medial davon eine kleine (an der Textfigur 93 nicht bezeichnete) Muskelmasse liegt, die erst später in die Zunge hineinwächst und dort den Musculus hyoglossus anterior und posterior liefert. Durch das Zungenbeinhorn getrennt liegt die mit XII_2 bezeichnete hinterste Strecke der Hypoglossusmuskulatur, die in bekannter Weise den Muskulus-Tracheo-laryngo-thyreoideus liefert.

Figur 93.

Zeichnerische Rekonstruktion der Muskeln der Zunge etc. vom Sperling, Stadium VII, schematisiert (30fache Vergrösserung).

V = Trigeminusmuskulatur.
VII = Facialismuskulatur.
IX = Glossopharyngeusmuskulatur.
XII, XII_1. XII_2 = Hypoglossusmuskulatur.

Wenig differenziert ist die Muskulatur des Trigeminus und des Facialis. An der ersteren erkennt man allerdings schon ganz deutlich die Portion, die den Musculus mylohyoideus liefert. Der aborale Teil ist bei weitem dicker, in ihm sind aber noch keine Differenzierungen aufgetreten und er hängt in bekannter Weise mit den oralen Teilen der Facialismuskulatur zusammen. Diese besteht aus einem oralen dicken Streifen, der an dem Gewebe am hinteren Ende des Meckelschen Knorpels Anheftung bekommt, und sich damit als Anlage der Musculi hyomandibulares darstellt, und den sich daran aboral anschliessenden platten Portionen, die zum Teil nach der Schädelbasis hinreichen, zum Teil am Halse herunterziehen, letztere sind dann die als Constrictor colli schon deutlich erkennbaren Muskelanlagen.

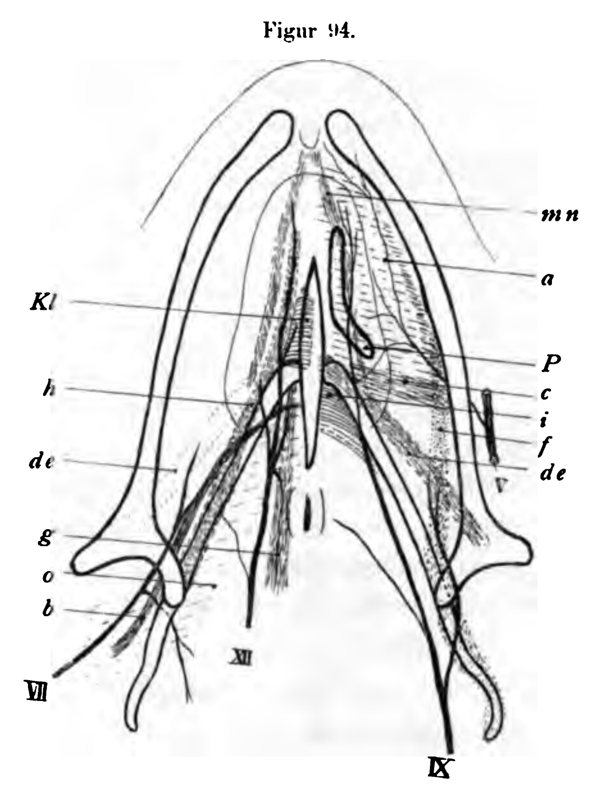
In ähnlicher Weise, wie bei der Ente, hat nun auch, die uns hier wesentlich interessierende Portion der Glossopharyngeusmuskulatur Anheftungsstellen an dem Unterkiefer und an dem Zungenbeinhorn gefunden. Ihr Verlauf wird aus der Textfigur deutlich, wo sie auf der linken Seite abgebildet ist (IX).

Der Muskel wird aber hier nicht von dem Hauptzungenast des Glossopharyngeus durchbohrt, sondern erhält nur einen stärkeren Zweig, der in ihm endet.

Nun beginnt mit dem Vorwachsen der Zunge und des ganzen Mundbodens die weitere Differenzierung der einzelnen Muskel und die Verschiebung der differenzierten Portionen, ganz ähnlich wie es bei der Ente geschildert wurde.

Zur Erläuterung der Verhältnisse dient die Textfigur 94, die von einem älteren Sperlingsembryo (Stadium XIII) die Muskeln schematisch demonstriert. Sie ist in derselben Weise, wie die übrigen Muskelabbildungen angefertigt; nur auf der rechten Seite ist, um die Figur nicht zu sehr zu komplizieren, das Paraglossale eingezeichnet.

Figur 94.



Zeichnerische Rekonstruktion des Mundbodens und der Zunge vom Sperling. Stadium XIII. 30fach vergrössert. Die Knorpel sind mit starker Linie umrandet, das Quadratum und die Columella fehlen. Die Konturen der Zunge und des Kieferrandes sind angegeben. Schematisiert.

a = M. mylohyoideus. (V)
b = M. styloglossus. (VII)
c = M. hyomandibularis transversus. (V)
de = hyomandibularis (medialis et lateralis). (VII)
f = M. keratomandibularis. (IX)
g = M. tracheohyoideus. (XII)
h = M. keratohyoideus. (XII)
i = M. interkeratoideus. (V)
k l = M. hyoglossus. (XII)
m n = M. geniohyoideus und genioglossus. (XII)
o = M. constrictor colli. (VII).

Um mit der Trigeminusmuskulatur zu beginnen, so ist von ihr jetzt die weitere Abgliederung der am Zungenbein resp. an seinem Stiel ansetzenden Muskeln erfolgt. Ausser dem nun stärker nach vorn gewachsenen M. mylohyoideus ist der Musc. hyomandibularis transversus, und der interkeratoideus ausgebildet. Die Innervation von dem Trigeminusast ist deutlich an den Präparaten. zu verfolgen.

Die Facialismuskulatur ist teilweise stärker ausgebildet, als bei der Ente. Namentlich betrifft das die früher erwähnte Portion, die jetzt als M. stylohyoideus ohne weiteres erkennbar ist. Sie verhält sich wirklich als ganz echter Musc. stylohyoideus da der Ursprung von dem Fortsatz der Columella, der bei der Beschreibung der Knorpel schon als homolog dem Styloid der höheren Tiere bezeichnet wurde und an den Präparaten dieser und älterer Stadien nachzuweisen ist. Oder um mich dabei möglichst korrekt auszudrücken: der Muskel ist bis an den Knorpel hin zu verfolgen.

Der Musculus hyomandibularis medialis und lateralis ist weniger deutlich zu trennen, als es in einem ähnlichen Stadium der Ente möglich war. Später jedoch ist die Trennung vorhanden und die beiden Insertionsteile am Zungenbein umfassen auch hier die sich immer deutlicher ausbildende Sehne des Musculus keratohyoideus. Über den M. constrictor colli ist nichts besonderes hinzuzufügen.

Der Musculus keratomandibularis hat kaum bedeutende Veränderungen durchgemacht, sein orales Ende liegt genau da, wo der Ramus mylohyoideus vom Trigeminus zum Mundboden hintritt.

Wieder ist hier das sehr auffallende Verhalten des Musculus keratomandibularis zum Nervus glossopharyngeus zu beachten. Nicht wie bei der Ente geht der Zungenast von ihm ab, sondern ein kleinerer Ast geht in ihn hinein und endet in ihm. Bei

der Besprechung der Nerven wird davon noch weiter geredet werden müssen. Im oralen Teil seines Ursprunges vom Unterkiefer wird er vom Nervus mylohyoideus des Trigeminus durchbohrt.

Die Hypoglossusmuskulatur zeigt noch nicht die endgültige Differenzierung. Noch ist die vordere Portion muskulär und sitzt an der ventralen Seite des deutlich abgrenzbaren Paraglossale. Bald erkennt man aber dort eine Sehne, die sich dann beim Neugeborenen an die hintere ventrale Seite dieses Knorpels ansetzt. Seine hintere Portion (M. keratohyoideus) umfasst vollständig das Zungenbeinhorn. Die mediale Portion (kl) gliedert sich dann später in zwei Portionen, die beiden Musculi hyoglossi (ant. und post.). Der hintere umfasst ventral das Entoglossum und entspringt von den medialen Seiten des Zungenbeinhornes. Die vordere gewinnt Ansatzpunkte an den medialen Seiten des Paraglossale und beide vordere Muskelportionen konvergieren oralwärts, um an dem medianen Knorpel der Zungenspitze zu inserieren.

Die mit m n bezeichnete früh abgegliederte Muskelmasse wächst nun selbständig in die Zunge nach hinten hinein und reicht fast bis in die Gegend des Ansatzes der Zungenbeinhörner. Es hat hier durchaus den Anschein, als hätten wir einen M. genioglossus vor uns, aber in älteren Stadien sieht man von ihm feine Sehnenbündel an das Zungenbein in der Nähe der Ansätze der Zungenbeinhörner inserieren. Der Muskel ist ziemlich stark.

Kaum verändert ist die mit g bezeichnete Portion, die am Kehlkopf und der Trachea hinunter läuft.

So wie die Verhältnisse der Muskeln beim neugeborenen Sperling geschildert wurden, verhalten sie sich prinzipiell auch beim erwachsenen Tiere, auf das ich weiter nicht eingehen will.

Entwickelung der Nerven.

Auch hier kann ich mich kurz fassen. Die erste Anlage der Nerven in den Schlundbogen verhält sich genau so wie bei der Ente, wie man leicht bei dem Vergleich der entsprechenden Textfiguren 56 und 92 bemerken kann.

In der Weiterentwickelung finden sich doch einige Unterschiede, die zusammenfassend erwähnt werden sollen. Am Ähnlichsten sind bei beiden Tieren die beiden Nervi faciales, von denen weiter nichts gesagt werden kann.

Beim Trigeminus ist jedoch hervorzuheben, dass er beim Sperling einen stärkeren Ast zum ventralen Teil des Mundbodens hinsendet als bei der Ente. Dieser Ast hat auch reichliche sensible Äste für den Mundboden. Er durchbohrt sowie er zum Mundboden tritt den Musculus keratomandibularis. Ein typischer Nervus lingualis besteht auch hier nicht.

Der Glossopharyngeus verhält sich aber hier ganz anders, worauf schon bei den Muskeln hingewiesen werden musste.

Wir sehen bald, dass er über den dritten Schlundbogenknorpel, mit dem er auch hier verläuft, einen Ast zum Musculus keratomandibularis entsendet, der in dem Muskel endet (Fig. 96). Der Hauptast geht aber, nachdem er auch einige Zweige zur Kehlkopfgegend abgegeben hat, zur Zunge. Doch ist dieser Zweig verhältnismäfsig dünn. Er verläuft in der Zunge bis vorn zur Spitze.

Über die weitere Entwickelung des N. hypoglossus ist nur zu bemerken, dass er mit Verzweigung der Muskulatur einzelne Äste in diese abgibt, und dass ein besonders starker Zweig in der Zunge weit nach vorn läuft, wo ja auch noch ziemlich bedeutende Muskeln zu versorgen sind. Die primitive und definitive Lage der Nerven ist aus den schematischen Textfiguren 92 und 94 zu erkennen.

Entwickelung der Drüsen.

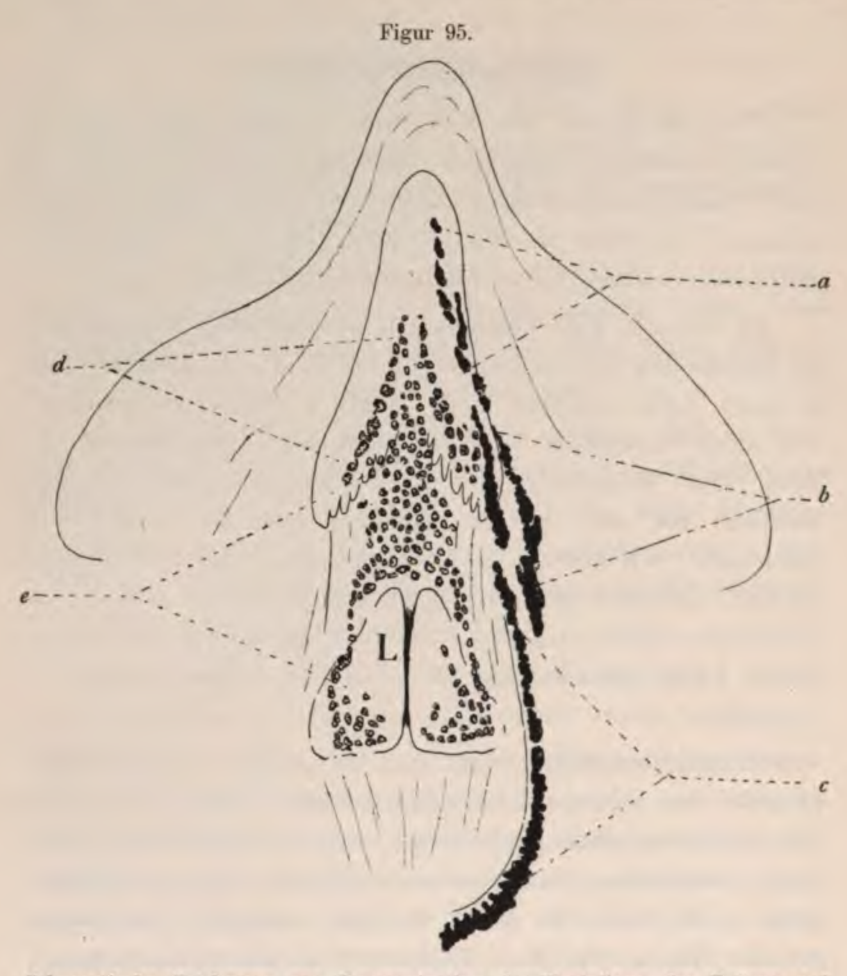
Über die Drüsen der Zunge ist zu sagen, dass sie beim Sperling mächtiger ausgebildet sind als bei der Ente, was ja nicht Wunder nehmen kann, da die Lebensweise und Nahrungsaufnahme der Ente im Wasser wohl sicher die Ursachen der geringeren Ausbildung der Munddrüsen ist.

Im Stadium XIII sieht man die ersten Anlagen der Drüsen am Mundboden und am Seitenrand der Zunge als zapfenförmige, in einer Reihe hintereinander stehende Epitheleinsenkungen. Aus ihnen entwickeln sich dann mächtige Drüsenkörper, die dicht neben einander liegen und weiter in die Tiefe hineinwachsen. Sie sind auf der Textfigur 95 an der rechten Seite bezeichnet. Wir können sie als sublinguale Drüsen bezeichnen, die sich allmählich auch weit nach vorn bis in die Gegend des Unterkieferwinkels erstrecken. Nach hinten hängen sie mit den in der Pharynxwand liegenden reichlichen Drüsenmassen zusammen.

Alsdann entwickeln sich auf der Zunge in dem Raum zwischen den beiden hinteren Zipfeln kleine Drüsen, die sich in ihrer Gesamtanordnung keilförmig nach vorn auf den Zungenrücken erstrecken. Nach hinten reichen sie bis zum Zungengrund in die Nähe des Aditus laryngis. Auch hier sind immer einzelne Drüsen vorhanden, die durch einen kurzen Ausführungsgang mit dem Oberflächenepithel zusammenhängen.

Gleich darauf bildet sich eine Gruppe von Drüsenanlagen aus, die lateral von der eben erwähnten in oral konvergierenden Reihen stehen, und nach vorn über die erstere hinausreichen. Sie erstrecken sich hinten in die Zipfel der Zunge. Dann dehnen sich die mittleren Drüsen nach hinten zum Kehlkopfeingang aus. Alle diese Drüsen sind von derselben Art und im wesentlichen von demselben Bau, der bei der Ente geschildert wurde.

Figur 95.



Schematische Zeichnung zur Demonstration der Verteilung der Drüsen auf der Zunge und am Mundboden des neugeborenen Sperlings. Alle auf der Zunge liegenden Drüsen sind an der linken Seite der Figur bezeichnet, alle unter der Zunge am Mundboden und an der Pharynxwand liegenden Drüsen sind nur auf der rechten Seite der Figur gezeichnet und auch dort bezeichnet. (Letztere sind tiefschwarz gezeichnet, erstere haben ein helles Lumen.)

a = vordere sublinguale Drüsengruppe.
b = hintere sublinguale Drüsengruppe. (Diese sind die stärksten von allen.)
c = Pharynxdrüsen.
d = laterale linguale Drüsen.
e = mediale, linguale und laryngeale Drüsen.

ca. 12fache Vergrösserung.

Zusammenfassung der Entwickelung der Form der Zunge des Sperlings.

1. Die ersten untersuchten Stadien entsprechen ungefähr den Verhältnissen, die bei der Ente gefunden sind. Jedoch ist sehr früh schon nicht mehr eine vollkommene Gleichheit der Bildungen bei beiden Spezies zu finden, wenn man dabei allerdings auch berücksichtigen muss, dass es sehr schwer ist, genau gleiche Entwickelungsstadien bei zwei verschiedenen Tieren herauszufinden.

2. In dem jüngsten Stadium waren vier Schlundbogen entwickelt; die mediane Thyreoideaanlage war als ganz kleine Epitheleinstülpung zu konstatieren, die am vorderen Rande einer Art Kopulabildung der zweiten Schlundbogen lag. Die übrigen Bogen sind median durch eine mesobranchiale Rinne von einander geschieden.

3. Mit dem Stärkerwerden der ersten Schlundbogen geht die Reduktion der zweiten Hand in Hand. Die zuerst sehr deutliche erste innere Schlundtasche wird flacher und die zweiten Schlundbogen werden im Durchmesser sehr viel kleiner als die dritten.

4. So kommt es auch hier, dass die medialen Enden aboral etwas verschoben werden, alsdann gar nicht mehr sicher zu erkennen sind, so dass die mediane Tyreoideaanlage am vorderen Rande der Copula der dritten Bogen liegt, wie bei der Ente.

5. Die Ursache der Verschiebung dieser Anlage ist die nun einsetzende Entwickelung des Tuberculum impar, das auch hier sehr flach ist, wenig stark in die Mundhöhle prominiert und sich sehr bald fast ohne Grenze an die seitlichen Zungenwülste anlegt, die sich von den medialen Teilen der ersten Schlundbogen abgliedern.

6. Dadurch bekommt die ganze Partie des medialen Mundbodens von der epithelialen Einsenkung der Thyreoideaanlage

bis zum oralen Rande der ersten Schlundbogen eine viel mächtigere Entwickelung als die aboral gelegenen Gebiete. Dies Verhältnis ändert sich im Laufe der weiteren Entwickelung noch wesentlich weiter zu gunsten der oralen Partieen.

7. Mit der Reduktion der aboralen Schlundbogen (IV, V) kommt dann die bekannte orale Verschiebung des Kehlkopfeinganges zu stande, die schon mehrfach erwähnt wurde.

8. Bei dem weiteren Vorwachsen der oralen Gebiete legen sich die seitlichen Zungenwülste an den vorderen Abhang des Tuberculum impar an und verschmelzen allmählich mit ihren vordersten Enden so, dass die entstandene orale Spitze des Tuberculum impar von der sich alsbald ausbildenden Zungenspitze abgedrängt wird.

9. Die Zungenspitze kommt dann zu stande, wenn die seitlichen Zungenwülste sich vorn gegen die ersten Schlundbogen durch eine seichte Furche abgegrenzt haben, die auf beiden Seiten gleichmäfsig auftritt. Der vorderste Teil der Zungenspitze ist dann noch durch eine ganz flache Leiste mit dem oralen Ende des ersten Schlundbogen in Verbindung, die als Andeutung eines Frenulum linguae aufgefasst werden muss.

10. Die Furche, die die Zungenwülste oral abgrenzt, setzt sich beim Vorwachsen der Zungenanlage auch an dem Seitenrand der Zungenwülste fort, die dann den vorderen Seitenrand der Zunge bilden.

11. Das Tuberculum impar läuft oral, wie gesagt, in eine Spitze aus und ruht hinten auf der Kopulabildung der zweiten bezw. dritten Schlundbogen; dann breiten sich seine hinteren Seitenteile so weit lateral aus, dass sie den Seitenrand der Zungenanlage bilden, die dann im ganzen vorderen und mittleren Teil von dem Mundboden abgegrenzt ist. Man kann nun sehr bald sehen, dass das Gebiet der seitlichen Zungenwülste mit dem Gebiete des Tuberculum impar den eigentlichen Zungen-

körper bildet, während der dahinter gelegene Abschnitt bis zum Kehlkopf als Zungengrund bezeichnet werden kann. Ihn bilden im wesentlichen die Reste des zweiten und dritten Schlundbogen. Dabei wäre noch hervorzuheben, dass der zweite Bogen, der sich in den mittleren Stadien der Entwickelung reduziert hatte, so dass seine medialen Teile kaum zu erkennen waren, gegen das Ende der Entwickelung wieder deutlicher hervortritt und immer in seiner Abgrenzung gegen den dritten Bogen zu erkennen ist (cf. auch die schematischen Textfiguren Nr. 79 bis 85).

12. Alsbald wächst der Zungenkörper über seine Anheftungsstelle am Mundboden heraus. Die Zungenspitze wird rundlich gewulstet, die Grenze gegen die vorderen Teile des Tuberculum impar von Seiten der seitlichen Zungenwülste ist nicht mehr deutlich und der mittlere Teil des Tuberculum erhebt sich als hügelige Vorwölbung in die Mundhöhle. Nachdem dann die Abgrenzung der zungenbildenden Bezirke fast vollkommen verschwunden ist, wachsen die seitlichen hinteren Enden des Tuberculum nach hinten als rundliche Buckel hervor und werden zu den hinteren Zipfeln der Sperlingszunge. Sie überragen dann aboralwärts die ursprüngliche hintere Grenze des Tuberculum, wie dies aus der Textfigur 83 sehr deutlich ersichtlich ist.

13. Zunächst ist der hintere Teil des Zungenkörpers noch wesentlich breiter als der vordere. Dieses Verhalten bleibt bestehen bis kurz vor dem Auskriechen des Sperlings. Auch ist die Zungenspitze allmählich von dem schneller wachsenden vorderen Ende des Unterschnabels stark überragt, den die Zungenspitze erst bei dem neugeborenen Sperling fast erreicht hat.

14. Mit diesem Vorwachsen des ganzen Zungenkörpers ändert sich alsdann auch die Dicke des hinteren Endes des Zungenkörpers, der allmählich dieselbe Breite wie der vordere Teil der Zunge, hinter der Zungenspitze bekommt. Zwischen diesen beiden Teilen bleibt der Zungenkörper etwas schmaler.

15. Bei der Zunge des erwachsenen Tieres ragt der Hornschnabel wieder stark über die Zungenspitze hervor, er ist also von der Geburt an wieder stärker gewachsen als die Zunge.

16. Der Zungengrund bleibt lange Zeit hindurch sehr undeutlich von der seitlichen Wand der Mundhöhle abgegrenzt. Allmählich senken sich sagittal verlaufende Furchen ein, die eine Abgrenzung des Zungengrundes seitlich erlauben, und dann sieht man, dass der hintere Teil des Zungenkörpers wesentlich breiter ist als der Zungengrund. Erst in späteren Stadien, wenn sich die hinteren Teile des Körpers verhältnismäfsig verschmälert haben, werden sie annähernd so breit wie der Zungengrund, der demnach schon früher seine definitive Breite erlangt hat.

17. An der Zungenspitze und an den hinteren Zungenzipfeln, sowie an der Umgebung des Kehlkopfes treten dann rundliche Exkreszenzen auf, die sich im Laufe der weiteren Entwickelung zu den kegelförmigen Zotten umwandeln, die an der Zunge des erwachsenen Tieres zu sehen sind. Auf der dorsalen Fläche der Zungenspitze treten etwas später einzelne rundliche Erhabenheiten auf, die sich beim Neugeborenen zu Leisten umwandeln, die in aboral konvexem Bogen verlaufen und aus einzelnen verschmolzenen Papillen bestehen. Auch auf dem Zungengrunde entstehen derartige rundliche Erhabenheiten. Die ganze Oberfläche des Zungenkörpers ist verhornt.

18. Über die Verteilung der Abschnitte, die die Bildung der Zunge übernehmen, ist nichts mehr zu sagen; diese ist aus der schematischen Textfigur 85 ohne weiteres zu erkennen.

19. An der Unterfläche der Zunge bemerkt man auch eine leichte Falte, die sich hinten in eine neben dem Zungengrunde liegende Falte fortsetzt, die aber bei dem jungen Tiere deutlicher ist als bei dem erwachsenen.

20. Die innere Organisation der Zunge zeigt Venenplexus in der Spitze und eine teilweise sehr deutliche Septumbildung aber keine abgegrenzten Fettkörperbildungen.

Zusammenfassung der Entwickelung des Skelettsystems.

1. Die erste Anlage der vorknorpeligen Bogenbildung am Vorderdarm des Sperlings lässt drei Paare solcher Bogen erkennen.

2. Der erste Bogenknorpel, der am voluminösesten ist, ist an seinem kranialen Teile nicht deutlich von dem zweiten zu trennen. Dieser ist der kürzeste, er hat zwar eine deutliche Bogenform, reicht aber bei weitem nicht zur Mittellinie hin, geschweige denn an die dort liegenden Kopulabildungen heran.

3. Der dritte Bogen ist gut ausgebildet und hängt median an einer Copula, die aus einem etwas verdickten Mittelstück besteht, an das oral ein pfeilspitzenähnlicher Fortsatz und aboral ein kleiner Stab angefügt ist, der mit zwei Endzipfeln die Laryngotrachea umfasst.

4. Nachdem hyaline Knorpelsubstanz in allen Gebilden aufgetreten ist, gliedert sich vom ersten Bogen das Quadratum und der Meckelsche Knorpel ab, die beide mit einem Gelenk verbunden sind; das Quadratum artikuliert mit der Schädelbasis. Bei der weiteren Entwickelung wächst der Unterkieferknorpel bei weitem stärker als das Quadratum, und die beiden medialen Teile des Kiefers nähern sich kontinuierlich, erreichen sich aber nicht in der Mittellinie. Mit dem Zunehmen der Belegknochen wird die Knorpelspange reduziert und am lateralen Ende bilden sich die Fortsätze aus. Lateral von dem hinteren Teil des Knorpels tritt ein kleiner Knorpelkern auf, der dem gleichen der Ente entspricht.

5. Der zweite Bogen bildet sich zu der Columella mit ihren verschiedenen Abschnitten aus. Ihr ursprünglich medialer Fortsatz wird sehr dünn, reicht aber ziemlich weit von der Schädelbasis entfernt nach unten.

6. Der dritte Bogenknorpel lässt, sobald er hyalin geworden ist, zwei Abschnitte erkennen, wächst bedeutend in die Länge

und beginnt nach der Geburt erst zu verknöchern. Die Verlängerung der Bogen geht Hand in Hand mit dem Vorwachsen der Zungengegend und dabei wird der Winkel, den beide Zungenbeinhörner mit einander bilden, kleiner.

7. Die Copula besteht als hyalines Gebilde, da wo die dritten Bogen artikulieren, aus einem etwas verdickten Stück, an das sich nach vorn eine schlanke Spitze ansetzt, die die Pfeilspitzenbildung nicht mehr erkennen lässt, sondern ganz glatt ist. Aboral setzt sie sich auch als glatter Stab fort, der zugespitzt endet, die ursprünglichen Zipfel also verloren hat. In der ganzen Bildung ist keine Gliederung zu erkennen, sie ist durchweg einheitlich.

8. Sehr bald tritt zu beiden Seiten der oralen Spitze der Copula je ein vorknorpeliger Kern auf, der etwa die Form eines wenig gebogenen Bumerang hat. An den einander zugekehrten Seiten sind diese Bildungen durch Bindegewebe verbunden, jedoch nur an der Stelle der stärksten Konvexität. Diese Spangen werden bald hyalin und behalten dieselben Beziehungen. Sie liegen immer dorsal von der Kopulaspitze. Sie sind als paarige Paraglossumstücke bezeichnet worden.

Mit dem Breiterwerden der vorderen Kopulaspitze entwickelt sich jederseits ein Gelenk mit den Paraglossumteilen an der Stelle, wo diese gerade über der Copula liegen. Gegen Ende des fetalen Lebens bildet sich in dem Gewebe, das zwischen den oralen Enden der Paraglossumabschnitte liegt hyaliner Knorpel, der mit dem der paarigen Spangen zusammenhängt, aber viel weniger Grundsubstanz enthält. Dieses Knorpelstückchen ist vorn breit, endet ganz an der Spitze der Zunge und sendet einen zipfelförmigen Fortsatz aboral zwischen die seitlichen Paraglossumspangen. Es liegt an ihrer ventralen Seite und bleibt zeitlebens knorpelig, während der übrige Skelettapparat verknöchert.

Die aboralen Enden der Paraglossumteile liegen immer in oder in der Richtung nach den hinteren Zungenzipfeln.

Zusammenfassung der Entwickelung der Muskulatur.

1. Im allgemeinen folgt die Entwickelung der Muskeln der Zunge und des Hyobranchialskelettes den bei der Zunge der Ente entwickelten Prinzipien.

2. Besonderheiten finden sich in der stärkeren Ausbildung des Musculus mylohyoideus, der hier bis zum vorderen Unterkieferwinkel reicht. Auch der M. interkeratoideus ist stärker entwickelt.

3. In der Facialismuskulatur ist die starke Ausbildung des Musc. stylohyoideus zu erwähnen, an den sich aboral der Constrictor colli anschliesst. Die Sonderung der beiden Mm. hyomandibulares (med. u. lat.) wird erst ziemlich spät deutlich.

4. Der Musculus keratomandibularis wird nicht von dem Ramus lingualis des N. glossopharyngeus durchbohrt; im vordersten Teile, da wo er am Unterkiefer befestigt ist, wird er von dem Ramus mylohyoideus des Trigeminus durchbohrt.

5. Von den Hypoglossusmuskeln erfahren die unter der Zunge gelegenen eine besondere Ausbildung. Auch der Geniohyoideus ist recht stark entwickelt. Seine Entstehung ist genau so, wie es bei der Ente geschildert wurde. Die übrigen Hypoglossusmuskeln zeigen prinzipiell so wenig Verschiedenheiten von den ausführlich beschriebenen der Ente, dass auf sie hier nicht noch einmal hingewiesen zu werden braucht.

Zusammenfassung der Entwickelung der Nerven.

1. Das erste Hineinwachsen der Nerven in die ihnen zugehörenden Schlundbogen bietet beim Sperling gar nichts besonderes.

2. Als abweichend sei hier kurz noch einmal darauf hingewiesen, dass der N. glossopharyngeus sehr bald eine wesent-

liche Abweichung von den bei der Ente vorhandenen Befunden zeigt, die von Bedeutung ist. Er geht mit dem Ast, der nachher die Zunge sensibel versorgt, nicht durch den Musculus kerato-hyoideus hindurch. Er gibt vielmehr nur einen kurzen Ast für einen Muskel ab, der diesen nicht wieder verlässt. Der auch ziemlich schwache Zungenast verläuft zunächst medial vom Zungenbeinhorn, um dann nach Abgabe einiger Kehlkopfäste in die Zunge zu treten, in der er bis gegen die Spitze hin verläuft.

3. Der N. hypoglossus zeigt nur insofern einige Besonderheiten, als er bis vornhin sehr stark ist, da hier auch im vorderen Teil der Zunge viele Muskeln zu versorgen sind.

Zusammenfassung der Entwickelung der Drüsen.

1. Die Drüsen der Zunge des Sperlings treten zu verschiedener Zeit am Ende der embryonalen Entwickelung (Stadium XI—XII) auf, dann aber doch schnell hintereinander.

2. Zuerst treten die seitlichen hinteren Unterzungendrüsen auf, die sich schnell nach vorn und nach hinten ausdehnen. (vordere Zungendrüsen, Pharyngealdrüsen).

3. Auf der Zunge und dem Zungengrunde treten die medianen Drüsen zuerst auf und zwar in sehr grosser Zahl. Gleich darauf entwickeln sich die lateralen Drüsengruppen. Alsdann treten die am Kehlkopfeingang gelegene Drüsen auf.

4. Alle Drüsen bestehen aus kleinen Einzeldrüsen, die einen besonderen Ausführungsgang haben. Nur in der sublingualen Gruppe kommen grössere Drüsen vor.

5. Der Bau der Drüsen ist überall derselbe und stimmt mit dem bei der Ente beschriebenen prinzipiell überein.

Literatur.

Die Literatur über die Entwickelung der Vogelzunge ist dürftig. Die Arbeiten beschäftigen sich natürlich immer nur mit dem Hühnchen. Trotzdem ich diese Spezies nicht so ausführlich durchgearbeitet habe, wie die beiden anderen, besitze ich doch auch darüber Erfahrung genug, um die Ergebnisse beurteilen zu können.

Im wesentlichen können hier nur die Arbeiten von Mall (87) und Kastschenko (87) berücksichtigt werden; es ist unnötig, und wenig gewinnbringend, auf alle die gelegentlichen Äusserungen über unser Thema in der Literatur einzugehen.

Mall behauptet in seiner Arbeit, dass die mittlere Thyreoidea »von einer Stelle in der Mittellinie, zwischen dem zweiten und dritten Bogen gelegen, herrührt«. Er stimmt dabei einer älteren Angabe von Seessel (77) zu. Wie wir gesehen haben, könnte die Angabe von Mall nur für die späteren Stadien zutreffen, die früheren hat er eben übersehen.

Für seine Beschreibung der Entwickelung der Zunge ist es charakteristisch, dass er in der historischen Betrachtung nur Arbeiten berücksichtigt, die an Säugetieren gemacht wurden; diese und namentlich die falsche Auffassung der Bedeutung des Tuberculum impar von His[1]), beherrschen sein Urteil. Denn die Figuren sind bei ihm gar nicht schlecht, ich kann daraus zum Teil das sehen, was ich beschrieben habe, aber Mall übersieht das wichtigste. Die Entstehung des Tuberculum impar wird teilweise richtig beschrieben. Es wird auch richtig angegeben, dass der aborale Rand des Tuberculum durch die Anlage der medianen Thyreoidea gegeben ist. Aber seine Be-

[1]) His hat mir persönlich in einer Aussprache über die Entwickelung der Zunge zugestanden, dass er die Bedeutung des Tuberculum impar nicht vollständig erkannt hatte.

ziehung zu den übrigen Schlundbogen hat Mall nicht erkannt, und er sagt, dass es den ganzen Körper der Zunge bildet. Richtig gibt er an, dass der Grund der Zunge vom zweiten und teilweise vom dritten Bogen gebildet wird.

Die recht gute Arbeit von Kastschenko (87) über das Schlundspaltengebiet des Hühnchens gibt über einzelne der uns interessierenden Gebiete Beobachtungen an Rekonstruktionen und Schnittbildern. Über den Durchbruch der ersten drei Schlundbogen, die beim Hühnchen vorkommen sollen, kann ich für die Ente nur auf meine Beobachtungen verweisen, die kaum ein wichtiges Stadium übersehen haben werden. Allerdings kommt es auch bei der Ente zu einem Durchbruch der ersten Tasche, aber nicht in der uns interessierenden Gegend; bei der dritten Tasche habe ich überhaupt niemals einen Durchbruch finden können. Eine klaffende Öffnung kommt dort niemals vor, höchstens ist mitunter zu bemerken, dass an einer ganz minimal breiten Stelle (kleiner als 10 μ) die Verschlussplatte nicht ganz vollständig zu sein scheint.

Über die Anlage der Thyreoidea gibt Kastschenko an: »Am Ende des zweiten und am Anfange des dritten Tages bemerkt man an der ventralen Oberfläche des embryonalen Schlundes vor der ersten Schlundtasche eine impare scharf begrenzte Ausstülpung.« Dies stimmt besser mit meinen Angaben, doch berücksichtigt der Autor nicht genügend das Verhalten der medianen Schlundbogenabschnitte, in der ja bald charakteristische Bildungen, Leisten etc. auftraten, die die Schlundtaschen dort unterbrechen.

Auf die übrigen wichtigen Fragen nach den rudimentären Schlundtaschen, die ich in der Ausführung meiner Befunde auch nur gestreift habe, gibt Kastschenko wichtige Antworten, die aber erst im Zusammenhang mit der Übersicht über das Gesamtgebiet erörtert werden können.

Andere wichtigere Literaturangaben sind im Text und in der Vergleichung erwähnt, dort wird auch hervorgehoben, dass bei der grossen Literatur über die Zunge der Vögel nicht jede Angabe hier genauer berücksichtigt werden kann.

Vergleichung.

Zunächst wird es von Interesse sein, die beiden genauer untersuchten Tierspezies, Ente und Sperling mit einander nach den einzelnen Kapiteln, die auch in der Entwickelung genauer behandelt worden sind, zu vergleichen. Überblickt man die Formentwickelung der Zunge bei beiden Tieren, so ergibt sich daraus als allgemeiner Gesichtspunkt, dass die Genese der Zunge überraschend viel Verschiedenheiten aufweist. Allerdings ist ja bekannt, dass die Zunge der Lamellirostrer ganz abweicht von dem Typus der meisten anderen Vogelzungen, und das ist es eben, was uns diese Form besonders wertvoll macht, zumal, wenn wir nun auch sehen, dass ihre Entwickelung schon früh Besonderheiten besitzt, die eine Unterscheidung vom anderen Typus ermöglichen.

In den allerersten Stadien sind eine ganze Reihe von Punkten zu finden, die beiden Tieren in der Entwickelung gemeinsam sind. Ich schweige von der Zahl der Schlundbogen, die natürlich keine Verschiedenheiten aufweisen kann, sowie von der allgemeinen Konfiguration der einzelnen Bogen. Hervorzuheben wäre, dass beide Tiere, nachdem die zweiten Bogen sich als stattliche Wülste angelegt haben, deutlich zeigen, dass ihre medialen Partieen so stark reduziert werden, dass die mediane Thyreoideaanlage, die zuerst, wie bei allen bisher beschriebenen Tierklassen, an dem vorderen, oralen Rande der Kopulabildung der zweiten Schlundbogen liegt, so weit zurückrücken kann, dass sie ziemlich genau an dem vorderen Rand der Vereinigungsgebiete der dritten Schlundbogen liegt. Würde man ein der-

artiges Stadium als Ausgangspunkt der Untersuchung benutzen, dann müsste man unbedingt den Fehler machen, dass man sagte: die Thyreoideaanlage befindet sich im Anfang der Entwickelung am vorderen Rande der dritten Bogen, was für die allgemeine Auffassung natürlich sehr verhängnisvoll wäre (cf. Mall).

Beiden Tieren ist ferner gemeinsam, dass die fünften Bogen von vornherein sehr rudimentär angelegt werden und dass sie zugleich mit den vierten, die kräftiger sind, ziemlich schnell reduziert werden.

Die erste Anlage des Tuberculum impar ist ebenfalls durchaus gleichmäfsig. Es tritt schnell als breites aber recht flaches Gebilde auf und ist ziemlich schwer von den benachbarten Bezirken abzugrenzen. Auch seine Ausbreitung nach den seitlichen Zungenwülsten hin, die bei beiden Tieren gleichförmig auftreten, sowie nach dem Zungenrande hin, verhält sich beidemal überaus ähnlich.

Wir sahen dann, dass die Wachstumsverhältnisse der Zunge aber nur während der Embryonalzeit gleiche sind, indem eine Zeitlang die Zunge im Wachstum nicht mit dem Unterkiefer gleichen Schritt hält, den sie erst am Ende der Entwickelung im Ei einholt.

So könnte man noch eine Reihe ähnlicher Übereinstimmungen aufzählen, die in ihrer Gesamtheit insofern von Wert sind, als sie die für die Klasse der Vögel charakteristischen Züge abgeben, deren Kenntnis dem Untersucher erlauben würde, das Urteil zu fällen, dass dies oder jenes Stadium der Zungenentwickelung von einem Vogel stammt.

Dem stehen nun eine Reihe von wesentlichen Verschiedenheiten gegenüber, die ebenfalls von grösstem Interesse sind. Ich brauche kaum darauf aufmerksam zu machen, dass der, der die Form der Zunge der ausgebildeten Ente und des fertigen Sperlings nur einmal gesehen hat, mit Leichtigkeit in den End-

stadien der Entwickelung die Sperlingszunge von der Entenzungen unterscheiden wird.

Wir beschäftigen uns hier natürlich nur mit den frühen Stadien und mit dem allgemeinen Entwickelungsgang.

Am auffallendsten scheint mir das Verhalten des Tuberculum impar zu sein. Während bei der Ente in seiner ganzen Ausdehnung bald eine mediane Rinne zu sehen ist, die zu der medianen Zungenrinne wird, finden wir beim Sperling keine Andeutung einer Rinne, vielmehr wölbt sich der mittlere Teil des Tuberculum impar als rundlicher Höcker in das Lumen der Mundhöhle vor. Die hinteren Seitenteile des Tuberculum werden beim Sperling zu langen Zipfeln ausgezogen, was bei der Ente vollkommen fehlt. Noch viel wichtiger ist aber der orale Teil des Tuberculum. Beim Sperling wird dieser von den aneinander gelagerten medialen Teilen der seitlichen Zungenwülste von der Zungenspitzenbildung abgedrängt, und im vordersten Teil der Zunge kann man keine Spur des Tuberculum mehr wahrnehmen. Die Spitze wird also ausschliesslich von den seitlichen Zungenwülsten gebildet.

Ganz anders bei der Ente. Früh schon heftet sich gewissermafsen die orale Spitze des Tuberculum impar an die medianen Teile des Unterkieferbogens und seitlich legen sich an die ausgezogene Spitze des Tuberculum die seitlichen Zungenwülste, die somit niemals an die Mittellinie der Zunge heranreichen, die ganz im Gebiet des Tuberculum impar liegt. Bei der erwachsenen Zunge bleiben dann diese Verhältnisse bestehen, und die Beziehung des Tuberculum zum Unterkiefer, von der soeben die Rede war, wird zum Frenulum linguae, das wenigstens andeutungsweise vorhanden ist [1]. So dürfen wir also sagen,

[1] Damit soll nicht gesagt sein, dass der Sperling nicht auch eine Frenulumbildung haben könne. Es ist allerdings nur sehr schwach ausgebildet und verliert sich schon am Anfang der Zungenspitze. (cf. ähnliches bei der Säugetierzunge).

dass die vorderste Spitze der Zunge bei der Ente vom Tuberculum impar gebildet wird, beim Sperling dagegen von den verschmolzenen seitlichen Zungenwülsten, die vom ersten Schlundbogen abstammen. Das Tuberculum impar hat, wie wir sehen werden, zu diesen keine direkten Beziehungen.

Mit diesem Verhalten des Tuberculum impar hängt dann aufs innigste zusammen, dass sich die vordere Abgrenzung der Zunge bei der Ente in ganz anderer Weise vollzieht als beim Sperling. Während bei diesem die Abgrenzung der seitlichen Zungenwülste durch eine orale Furche vom ersten Schlundbogen zugleich die vordere Abgrenzung der Zunge bildet, haben wir bei der Ente die charakteristischen Prozesse, die mit dem Auftreten der Zungenspitzengrube, der Zungenspitzenleiste etc. zusammenhängen, die hier nicht noch einmal wiederholt zu werden brauchen, da sie im Text genau beschrieben wurden. Auch die Reliefbildungen am vorderen Rande des Unterkiefers vor und später unter der Zunge sind damit vereinbar, von denen beim Sperling nichts zu bemerken war. Alle diese eigenartigen Prozesse bei der Ente, die mir bei der Erklärung zunächst grosse Schwierigkeiten machten und die nur verständlich werden, wenn man möglichst viel aufeinander folgende Stadien hat, vereinfachen sich beim Sperling ungemein. Sie geben aber früh schon den Bildern des Mundbodens der Ente ein spezifisches Gepräge, so dass sie ohne weiteres von denen des Sperlings zu unterscheiden sind, lange ehe die Form des Unterkiefers und der ganzen Zunge so deutlich geworden ist, dass die endgültige Form zu erkennen ist. Man könnte hier also kein sogenanntes indifferentes Stadium finden, von dem aus einmal die Entwickelung zur Entenzunge, andererseits zur Sperlingszunge vor sich gehen könnte. Überhaupt werden wir immer vorsichtiger werden mit der Bezeichnung indifferenter Zustände in der Ontogenese; die Indifferenz liegt meistens an dem Mangel, die Unterschiede, die vorhanden sind, zu sehen oder sehen zu wollen.

Auf die Verschiedenheiten der Bildungen, die wir als rudimentäre Scheidenbildungen bezeichnet haben, sei hier nur kurz verwiesen, ebenso wie auf die speziellen Unterschiede in der Oberfläche und der inneren Organisation der Zunge, die ja hier einfach noch einmal aufgezählt werden müssten.

Da die Beziehungen der seitlichen Zungenwülste zum Tuberculum impar oben schon auseinandergesetzt sind, brauchen wir hier darauf nicht noch einmal einzugehen.

Die Entwickelungsverhältnisse des Zungengrundes sind einfach. Bei beiden Tieren kommt hier ein Teil des zweiten und dritten Schlundbogens zur Verwendung. Beim Sperling ist das wieder deutlichere Vortreten des zweiten Schlundbogens etwas ausgesprochener als bei der Ente, wo die Grenzen mehr verwischt bleiben. Auf den Textfiguren sind diese schärfer gezogen, als es der Wirklichkeit entspricht, eben der schematischen Abgrenzung wegen.

Die Form des Kehlkopfeinganges kann hier übergangen werden.

Wenn ich hier in den beiden untersuchten Vertretern der Vögel zwei Typen der Entwickelung und der Form der definitiven Zunge aufgestellt habe, so bin ich mir wohl bewusst, dass es gewagt wäre, danach zwei Typen der Vogelzunge überhaupt aufzustellen. Leider sind meine entwickelungsgeschichtlichen Erfahrungen sehr gering; ich habe nur vom Huhn und vom Wellenpapagei Stadien untersucht, die, wenn wir sie einem der geschilderten Typen zuteilen sollen, dem Sperlingstypus angehören, indem bei ihnen auch die seitlichen Zungenwülste die Spitze bilden. Leider habe ich auch nur wenige Präparate von ausgebildeten Zungen anderer Vögel untersuchen können, und glaube allerdings auch, dass das Ansehen der fertigen Zungen kaum mit Sicherheit den Schluss erlaubt, welchen Typus wir vor uns haben. Vielmehr muss die entwickelungsgeschichtliche Untersuchung, mindestens — wie noch weiter unten gezeigt werden soll — die des Zungenbeines hinzukommen.

Ich habe aber die allerdings mangelhaften Abbildungen der Zungen, die Giebel (58) veröffentlicht hat, durchgesehen und den Versuch gemacht, sie nach den beiden Typen zu klassifizieren. Das geht mit Sicherheit bei einer ganzen Reihe von Formen. So können wir sagen, dass alle Zungen, die den Vögeln angehören, die dem Sperling nahe verwandt sind, eine durchaus ähnliche Zunge haben und wohl alle nach dem Typus gebaut sind, der — kurz gesagt — durch eine Zungenspitze charakterisiert ist, die durch die seitlichen Zungenwülste gebildet wird. Ferner gehören dahin unbedingt die Formen, bei denen die Zunge in zwei vordere Zipfel ausläuft. Da ist offenbar derselbe Prozess vor sich gegangen, der von der Eidechse her bekannt ist, wo auch die beiden Zipfel durch getrenntes Vorwachsen der beiden seitlichen Zungenwülste gebildet werden. Dahin gehören zum Beispiel die Zungen von Nectarinia scarlatina, Lusciola suecica, Saxicola atricapilla, Falco aesalon etc. Sicher auch die Zungen, die nicht zwei deutliche Spitzen besitzen, bei denen aber eine mediane Furche zwei rundliche Hügel an der Zungenspitze von einander trennt (cf. die Zunge von Larus eburneus, Procellaria glacialis etc.).

Der Ententypus, eine flache mediane Spitze (Tuberculum impar), der sich zwei rundliche Wülste (seitliche Zungenwülste anlegen) scheint so typisch nur in der eng begrenzten Klasse vorzukommen. Vielleicht können sich aber die seitlichen Zungenwülste auch so an die mediane Spitze anlegen, dass keine so deutliche Absetzung zu bemerkeu ist wie bei der Ente. So könnte wohl die Zunge von Cereopsis aufgefasst werden. Auf diese Weise könnte eine abgerundete oder leicht zugespitzte Form der Zunge zu stande kommen. Aber, wie gesagt, das ist nur eine Vermutung, die Entscheidung kann zunächst nur die Entwickelung geben[1]).

[1]) Ein Zungenbein dieses Tieres habe ich nicht in der Abbildung finden können.

Die dritte Möglichkeit wäre, dass sowohl das Tuberculum impar, wie die selbständig gewordenen seitlichen Zungenwülste eine Spitze bilden, dass wir dann eine dreispitzige Zunge bekämen. Vielleicht ist dieser Typus bei Parus cristatus verwirklicht. Wir können dann alle Zungenformen, soweit sie nach den Abbildungen zu beurteilen sind, in die geschilderten Kategorien unterbringen, und wir sehen, dass doch wahrscheinlich die Haupttypen in den beiden beschriebenen Formen (Ente und Sperling) repräsentiert sind. Wir müssen uns damit begnügen, bis es möglich ist, mehr Formen entwickelungsgeschichtlich zu untersuchen. Natürlich soll — ich will das besonders hervorheben, um jedes Missverständnis auszuschliessen — nicht gesagt sein, alle Entwickelungsgänge müssten sich nach dem der geschilderten Arten richten, das könnte höchstens in grossen Zügen stimmen; im einzelnen wird ganz sicher jede Spezies die Spezietät ihrer Entwickelung wahren!

Die Form des Zungengrundes schwankt bei den Vögeln unwesentlich. Man wird daher annehmen können, dass er überall in direkt vergleichbarer Weise entsteht.

Vergleichen wir nun die Form der Vogelzunge mit der der Reptilienzunge, so wird ohne weiteres auffallen, dass z. B. die Sperlingszunge und eine grosse Reihe anderer Vogelzungen bedeutende Ähnlichkeiten mit jener haben. Beide haben neben der vorderen Spitze, die sowohl bei den Reptilien wie bei den Vögeln geteilt sein kann, die beiden hinteren Zipfel, die durchaus ähnlich aussehen können. Und doch bestehen nicht unwesentliche Unterschiede. Der vordere Teil ist bei den Reptilien ähnlich den Zungen gebaut, die sich nach dem Typus des Sperlings entwickeln. Das Tuberculum impar bildet nicht die eigentliche Spitze, sondern es wird von den nebeneinanderliegenden oder getrennt vorwachsenden seitlichen Zungenwülsten überragt.

Das Tuberculum impar hat ganz ähnliche Form bei dem

Reptil, wie beim Vogel; es hat beidemal Pfeilspitzenform. Nun kommt aber der bedeutsame Unterschied: bei dem Reptil bildet das Tuberculum impar nicht den hinteren Teil der Zunge, sondern dort legen sich noch kleine Reste der zweiten und dritten Schlundbogen zum Hinterrand der Zunge zusammen, wie die Textfigur 53 im ersten Teil der Arbeit zeigt.

Bei den Vögeln — bei beiden Typen — bildet aber das Tuberculum impar auch den hinteren Rand des Zungenkörpers, und die beiden erwähnten Bogenstücke werden zur Bildung des Zungengrundes verwendet. Das ist ein Begriff, der nun neu einzuführen ist, denn einen Zungengrund gibt es bei den Reptilien noch nicht, da unmittelbar hinter dem Zungengebiet der Aditus laryngis liegt. Bei den Vögeln ist also eine speziellere Differenzierung eingetreten: Zungenkörper und Zungengrund entsprechen entwickelungsgeschichtlich und, wie ich besonders betont hinzufüge, auch morphologisch, phylogenetisch der ganzen Zunge der Reptilien.

Das Tuberculum impar hat bei den Vögeln eine freiere Entfaltung erhalten als bei den Reptilien, wo es zwischen den seitlichen Zungenwülsten und den hinteren Bogenpaaren eingeklemmt liegt. Am freiesten ist es bei der Ente entfaltet, wo es zugleich die Spitze der Zunge bildet, und wir werden deswegen nicht fehlgehen, wenn wir sagen, dass es bei der Ente zu einer besonders spezialisierten Form der Zungenbildung gekommen ist.

Die freiere Entwickelung des Tuberculum spricht sich auch in den früheren ontogenetischen Stadien der Vögel gegenüber den Reptilien aus, auf die ich nun noch etwas näher eingehen will, nachdem die Form der erwachsenen Zunge erledigt ist.

Zwar gibt die Formbildung der Zunge der Vögel einen direkten Zusammenhang mit der der Reptilien, und ihre nahe Verwandtschaft findet ganz sicher einen ferneren Beweis in der Entwickelung der Zunge, doch finden sich auch im speziellen

Entwickelungsgang noch Differenzen, die besonders hervorgehoben werden sollen.

Zunächst ist auffallend, dass bei den Reptilien die Ausbildung der Schlundbögen ein primitiveres Verhalten gegenüber dem der Vögel aufweist. Bei der Eidechse sind die Bogen gleichmässig gut entwickelt, z. B. in dem Stadium, das in der Tafelfigur 17 der ersten Arbeit abgebildet ist. Natürlich verkürzen sie sich in der Reihenfolge von vorn nach hinten, aber es fällt doch kein Schlundbogen so aus der Reihe heraus, wie es z. B. bei der Ente zu sehen ist, wo der fünfte Bogen ganz rudimentär (Tafelfigur 3) entwickelt ist, und auch schon der vierte Bogen merklich zu klein ist. Die Vergleichung der Figuren zeigt das ganz deutlich.

Aber noch etwas tritt bei der Tafelfigur 3 hervor, das ist die im Text oftmals erwähnte Reduktion der zweiten Schlundbogen, die niemals bei den Reptilien wieder gefunden werden kann.

Dieser auffallende Umstand findet, wie wir sehen werden, in der Bildung des Zungengerüstes wenigstens teilweise seine Erklärung, worauf gleich näher einzugehen ist. Zwar wird bei den Reptilien auch der mediale Teil des zweiten Bogenpaares aboral etwas verdrängt, aber niemals verlieren diese dadurch auch an Volumen. Die starke Entwickelung des Tuberculum impar allein kann also kaum das kausale Moment dieser Reduktion der zweiten Bogen bei den Vögeln sein, wird aber immerhin doch dabei zu berücksichtigen sein.

Mit der starken Entwickelung des Tuberculum impar und mit der Reduktion der zweiten Bogen hängt nun die Verschiebung der medianen Thyreoideaanlage zusammen, die bei den Vögeln an den vorderen Rand der dritten Bogen verlagert wird, was bei den Reptilien kein Analogon hat.

Obgleich das Tuberculum impar stark entwickelt ist, verhältnismäfsig stärker als bei den Reptilien, so betrifft dies doch

nur seine flächenhafte Ausdehuung, denn es springt bei weitem nicht so stark in die Mundhöhle vor, wie bei den Reptilien: es hat bei den Vögeln offenbar Platz genug, sich seitlich auszudehnen. Dabei kommt es aber bei ihnen nicht zur Ausbildung einer medianen Kopulaleiste, wie wir sie bei den Reptilien beschrieben haben, denn wir können kaum die buckelförmige Verwölbung beim Sperling als solche Leiste bezeichnen, wenn sie auch gewisse Vergleichspunkte bietet. Bei der Ente ist auch davon nichts zu sehen, im Gegenteil tritt bei ihr sehr früh eine mediane Rinne auf, die sich über das ganze Gebiet des Tuberculum erstreckt. Wenn wir in der Kopulaleiste der Reptilien den Ausdruck der Zerlegung des Tuberculum impar in drei Teile erblicken (zwei seitliche und die mediane Leiste), so ist dies auch bei den Vögeln in ähnlicher Weise der Fall, in dem das Tuberculum im Innern, wie Schnitte beweisen (cf. Textfigur 14) aus zwei Seitenteilen besteht, die median durch eine Art Raphe vereint werden. Damit wäre doch wieder eine Annäherung der Formationen hergestellt.

Die vorderen Teile des Tuberculum impar unterscheiden sich in sofern von denen der Reptilien, als sie sehr frühzeitig eine Verbindung mit den seitlichen Zungenwülsten herstellen, die bei der Eidechse sehr viel später auftritt. Das wäre wohl als ein Fortschritt im Sinne der phylogenetischen Entwickelung aufzufassen, in dem später ganz verschmelzende, ursprünglich heterogene Teile, schon frühzeitig ihre Vereinigung, beziehungsweise Annäherung bekunden.

Die seitlichen Zungenwülste entsprechen sich mit ganz unbedeutenden Unterschieden bei den beiden Tierklassen so vollständig, dass wir sie als vollkommenen homolog bezeichnen können.

Ein Wort wäre noch der Scheidenbildung zu widmen.

Diese bei den Reptilien ziemlich klare Bildung, die vom Mundboden entspringt und an der Unterseite der Zunge liegt,

um dann den Seitenrand der Zunge zu umfassen, ist bei den Vögeln zwar auch vorhanden, indem der hintere Teil der Zunge in eine ganz rudimentäre Faltenbildung eingelassen ist, die sich an der Hinterseite der Zunge hin erstreckt und dort durch Furchen abgetrennte Wülste erzeugt. Auf den Mundboden setzt sie sich nicht so wie bei den Reptilien fort. Dass der hintere Teil dieser Bildung bei den Vögeln der Scheide der Reptilien entspricht, darüber kann gar kein Zweifel sein. Es ist nur eigenartig, dass diese Bildung dann an der Unterseite der Zunge ihre Fortsetzung findet. Das könnte man aber so erklären, dass bei den Vögeln durch das starke Vorwachsen und sich frühzeitige Loslösen der Zunge vom Mundboden die spät auftretende Falte nicht am Mundboden weiter wächst, sondern an der Unterseite der Zunge eine Wulstung erzeugt, gewissermassen also ein Teil des Mundbodens noch an die Unterseite der Zunge verlegt wird.

Anhangsweise mögen hier noch zwei Punkte erwähnt werden. Während wir bei den Reptilien zu einer bestimmten Zeit der ersten Entwickelung in der Medianlinie eine kontinuierliche Leiste finden, die als Kopularleiste bezw. Copula beschrieben war, die vom Tuberculum impar (mit einbegriffen) bis zum unteren Ende der fünften Bogen reicht und dann später in einzelne Abschnitte zerfällt, kommt es bei den Vögeln nicht zu einer solchen Leiste, sondern hier sind von Anfang an höchstens einzelne Abschnitte ausgebildet.

Ferner ist bei der Eidechse bemerkt worden, dass während der Embryonalperiode mehrere Schlundtaschen (2—4) durchbrechen, sodass die zuerst nicht vorhandene Kommunikation der Mundhöhle durch die Taschen nach aussen statthat. Bei den Vögeln kommt es in der uns interessierenden Gegend nur zum Durchbruch einer, der zweiten Schlundtasche, der allerdings recht lange besteht. Daneben sei bemerkt, dass bei der Ente die erste Tasche im dorsalen Teil durchbricht, während die dritte nicht durchbricht (cf. Abschnitt: Literatur).

Die innere Organisation der Zungen der beiden Spezies zu vergleichen, hat wenig Zweck. Wir müssten, um dabei allgemeine Gesichtspunkte zu gewinnen, schon die Zungen sehr vieler Spezies genau durcharbeiten.

Jedenfalls haben wir auch hier, wie so vielfach bei den Vögeln, ganz spezielle funktionelle Differenzierungen vor uns, die zweifellos im Dienst der Nahrungsaufnahme und wie Göppert (03) zeigte, auch im Dienste der Atmuug stehen. Jedenfalls muss der Mechanismus der Zunge bei beiden Tieren ein durchaus verschiedener sein. Ähnlichkeiten bestehen insofern, als bei beiden Vögeln das Innere eine Art Septum aufweist und schwellkörperartige Venenerweiterungen vorkommen. Die Entenzunge ist aber unendlich viel komplizierter gebaut.

Wenn wir nun weiter den Knorpelapparat vergleichen, so haben wir da ein besonders wichtiges Kapitel vor uns, das immer schon das Interesse der Forscher erregt hat.

Wir müssen, ehe wir die allgemeine Vergleichung beginnen, die der beiden Vogelspezies durchführen.

Kaum irgendwelche Schwierigkeiten macht die Vergleichung der ersten, zweiten und dritten Schlundbogen. Bei beiden Formen entstehen in derselben Weise die Unterkiefer und das Quadratum, bei denen sich höchstens in der Gestaltung der Fortsätze kleine Unterschiede schon frühzeitig bemerkbar machen, die der Art eigentümlich sind. Ebenso die Columella. Höchstens kann bemerkt werden, dass der mediale schlanke Fortsatz der Columella, den ich als Homologon des Processus styloides der höheren Tiere anspreche, bei dem Sperling sich ein wenig weiter vom Schädel entfernt, als bei der Ente. Auch die dritten Bogen verhalten sich ganz ähnlich, wenn wir von vorübergehenden kleinen Formveränderungen absehen. Nur darin besteht ein Unterschied, dass bei der Ente in der letzten Embryonalzeit schon eine Verknöcherung der Hörner eintritt, die beim neugeborenen Sperling noch vollkommen

knorpelig sind. Wahrscheinlich hängt das mit dem Umstand zusammen, dass die junge Ente bei ihrer selbstständigeren Lebensweise ein festeres Gerüst der Zunge braucht, in der selbst ja kaum Muskeln vorhanden sind, die vielmehr zum grössten Teil mit den Zungenbeinhörnern in Zusammenhang stehen.

Die wesentlichen Differenzen bestehen aber in der Kopulabildung. Zunächst sind auch diese ähnlich. Sie besteht bei beiden Tieren aus einem mittleren Stück, das zur gelenkigen Verbindung mit den Zungenbeinhörnern dient, an das sich oral und aboral Fortsätze ansetzen. Der aborale Fortsatz verhält sich ganz gleichmäfsig. Er besteht aus einem Stiel, an den sich Zipfel ansetzen, die die Kehlkopfgegend umfassen. Sobald er knorpelig geworden ist, sind diese Zipfel abgelöst und er besteht aus einem sich aboral verjüngenden Stiel, der verknöchert, ebenso wie der vordere Abschnitt der Copula. Nur ein medianes Band zieht vom Knorpel zum Kehlkopfeingang hin.

Der orale Fortsatz hat bei der Ente einen pfeilspitzenartigen Endteil, hinter dem sich noch zwei flügelartige Fortsätze an den medialen Teil ansetzen (cf. Textfigur 41); diese letzteren fehlen beim Sperling, wenigstens habe ich bei ihm trotz vielfachen Suchens keinen derartigen Zipfel finden können (cf. Textfigur 86).

Sehen wir uns aber diese Bildungen bei der Vergleichung der Textfiguren 41 und 86 genauer an, so finden wir, dass bei der Ente der flügelförmige (hintere) Fortsatz des oralen Kopulateiles sich dem medialen Ende des zweiten Schlundbogens zuwendet. Beim Sperling dagegen wendet sich der Seitenteil der Pfeilspitze zweifellos diesem Schlundbogenknorpel zu. Man kann darüber nicht im Zweifel sein, dass der zweite Schlundbogen bei den Vögeln teilweise reduziert ist. Wir sahen das

bei der Ausbildung der Form der Schlundbogengegend und wir sehen das bei der Entwickelung der Knorpel.

Ebenso glaube ich aber auch, dass man den flügelförmigen Zipfel an der Copula der Ente als Rest des an der Copula befestigten medianen zweiten Bogens auffassen muss. Und dann muss man ebenso beim Sperling die seitlichen Pfeilspitzenteile dem zweiten Bogen zugehörig betrachten. Demnach wäre bei der Ente die Pfeilspitze nicht homolog derselben Bildung bei dem Sperling; bei diesem ist der orale Teil der Copula, wenn man so sagen darf, um den vorderen Teil (Pfeilspitze) der Entencopula verkürzt. Nur der ziemlich lange vorderste Zipfel der Copula des Sperlings ist dann noch ein Rest der breiten Kopulaspitze, die wir bei der Ente finden.

Bei beiden Tieren ist also die Reduktion des zweiten Schlundbogenknorpels nur in einem mittleren Abschnitt erfolgt. Der laterale Teil und der Ansatz an der Copula ist erhalten geblieben. Und vor dieser Ansatzstelle liegt bei beiden Tieren noch ein Fortsatz der Copula, der bei der Ente pfeilspitzenartig ist, beim Sperling aber nur in einem kleinen Zipfel besteht. Wir müssen bei der Besprechung der Muskeln diesen Punkt noch einmal berühren.

Alle diese Zipfel schwinden, sobald hyaliner Knorpel in der Copula aufgetreten ist. Dann besteht der orale Fortsatz in einem schlanken, sich beim Sperling dann später wieder verbreiternden Stabe, der zugespitzt endet.

Zu beiden Seiten des medianen Stabes, da wo sich die bindegewebigen Bildungen, die eben beschrieben wurden, aufgelöst haben, entstehen dann bei beiden Tieren neue, zunächst vorknorpelige, dann hyalin knorpelige Bildungen, die Paraglossalanlagen. Beidemale sind es paarige Anlagen, die die Form von Spangen haben, die beide mehr oder weniger durch Bindegewebe zusammenhängen.

Beim Sperling bleiben sie als knorpelige, später knöcherne Massen vollkommen getrennt. Bei der Ente verschmelzen sie zu einer Platte, sobald hyaline Knorpelsubstanz in ihnen auftritt, die sich ontogenetisch bei der Ente später anlegt als beim Sperling. Hier ist nur ein bindegewebiges Band die Vereinigung der knorpeligen Massen. Die isolierten Spangen ragen mit ihren hinteren Enden noch in die Zungenzipfel hinein und divergieren nach hinten, was bei der Ente nicht zu finden ist. Vor beiden Paraglossumbildungen entwickelt sich noch ein unpaares hyalinknorpeliges Stück, das niemals verknöchert.

Bei der Ente ragt es als der zungenförmige Fortsatz weit nach vorn in die Zungenspitze, bei dem Sperling ist es mit den ventralen Enden der beiden Paraglossumspangen in Zusammenhang und ragt dann frei zipfelförmig nach hinten in den Zwischenraum der beiden Spangen hinein. Dass wir hier homologe Bildungen vor uns haben, ist mir nicht im mindesten zweifelhaft.

Beide Paraglossumbildungen liegen dorsal von der unpaaren Kopulaspitze — Entoglossum — und sind mit ihr gelenkig verbunden. Beim Sperling sind natürlich zwei Gelenke der ventralen Seiten der Knorpelspangen mit den dorsalen Abhängen der Kopulaspitze vorhanden, während bei der Ente nur ein (Sattel-)Gelenk am hinteren Ende des Entoglossum vorhanden ist. Zugleich ist noch zu bemerken, dass bei ihr eine Reduktion des Entoglossum erfolgt, in dem der ganze, ursprünglich ventral vom Paraglossale gelegene Zipfel zu grunde geht, bis auf die zwei Zipfel, die zur Bildung des Sattelgelenkes gehören, einen dorsalen und ein ventrale. Der ventrale bleibt eine Zeitlang als der längere bestehen, beim ausgebildeten Tier ist aber an dem verknöcherten Entoglossum kein Unterschied beider Zipfel zu bemerken. Wie diese Paraglossumbildungen phylogenetisch aufzufassen sind, davon weiter unten.

Ich habe nun auch die mir zugänglichen Zungenbein-

abbildungen[1]) durchgesehen, um sie mit den hier geschilderten Typen zu vergleichen. Ich bin aber in Hinsicht des Wertes der vorhandenen Abbildungen recht zweifelhaft geworden, nachdem ich gesehen habe, dass wichtige Bildungen (cf. Sperling) bei den Darstellungen übersehen wurden.

Die Differenzen bei den verschiedenen Formen betreffen meistens das Paraglossale, und damit zusammenhängend das Entoglossum, denn die oftmals enorme Ausbildung der Zungenbeinhörner kann keine morphologische, höchstens eine funktionelle Bedeutung haben. Ob sie bis an die Schädelbasis oder bis über den Schädel herüber zum Oberschnabel hinreichen, ändert ihre Bedeutung nicht.

Ohne Schwierigkeit sind die im Paraglossale sehr häufig auftretenden Löcher zu erklären. Die ursprünglich paarige Anlage ist dann eben nicht wie beim Sperling getrennt geblieben und nicht wie bei der Ente in toto verschmolzen, sondern es ist eine teilweise Verschmelzung eingetreten, wie ja auch bei der Ente am spätesten die Verschmelzung in den mittleren Regionen des Paraglossale auftritt. Solche Löcher finden sich z. B. bei den Corvusarten, bei Colius capensis, Psittacus, Tetrao, Oedicnemus, Anas mollissima und vielen anderen.

Auch für die bei der Ente beschriebene Reduktion des Entoglossum sind eine Unzahl von Beispielen anzuführen, so wie für die knorpeligen Anhänge, die wir bei beiden Spezies sehr verschieden ausgebildet sahen. Die Schwimmvögel haben meistens einen solchen zungenförmigen Fortsatz, der zur Verlängerung des Skelettes dient. Ob er auch einmal, wie es nach den Abbildungen von Giebel scheint, paarig sein kann, dürfte ohne genauere Untersuchung kaum festzustellen sein, ist aber eigentlich nicht unwahrscheinlich. Die Tiere, die einen derartigen weit herausragenden zungenförmigen Ansatz haben,

[1]) Die besten Abbildungen habe ich bei Duvernoy (35) gefunden.

dürften sich wohl meist nach dem Typus, den wir bei der Zungenentwickelung der Ente fanden, entwickeln; die jedoch, bei denen dieser Teil verkümmert ist, oder ganz fehlt, scheinen nach dem Sperlingstypus gebaut zu sein. Jedoch muss man bei derartigen Verallgemeinerungen, die gerade in der Entwickelungsgeschichte so grosses Unheil angerichtet haben, vorsichtig sein; ganz sicheres kann erst nach genauer Kenntnis des Entwickelungsganges ausgesagt werden.

Von besonderem Interesse ist nun noch die Vergleichung des Hyobranchialapparates der Vögel mit dem der niederen Tiere.

Der erste und zweite Schlundbogenknorpel zeigt die bekannte Umbildung in den Meckelschen Knorpel und das Quadratum einerseits und in die Columellabildungen andererseits. Darin, dass die Meckelschen Knorpel in der Mittellinie nie vereinigt sind, ja auch bei den Vögeln nicht einmal zusammenstossen, zeigt sich ein Unterschied von den Reptilien, doch wollen wir unsere Aufmerksamkeit hauptsächlich auf das Hyobranchialskelett konzentrieren.

Bei den Vögeln kommt es hier nur zur typischen Ausbildung eines Bogens, das ist der dritte. An ihm ist ein Keratobranchiale und ein Epibranchiale in typischer Ausbildung zu finden. Zu der Bildung eines Hypobranchiale kommt es, wie nach den Befunden bei Reptilien nicht überraschen kann, nicht.

Die Bogen sind an dem Basibranchiale an der Copula befestigt, die keine Gliederung erkennen lässt. Aboral von diesem Bogen finden sich überraschenderweise bei den untersuchten Vögeln keine weiteren Knorpelspangen angelegt, sondern von dem Basibranchiale des dritten Bogens geht ein Stab zum Kehlkopf hin, der seitliche Ausladungen hat, die ähnlich, wie wir es bei dem Reptil sahen, das Eingeweiderohr umfassen. Wir

müssen also annehmen, dass dieser aborale Kopulafortsatz der Vögel derselben Bildung beim Reptil entspricht.

Nur ist er bei Vögeln dauernd vorhanden, bei Reptilien geht er aber wieder verloren. Diese Bildung entspricht ziemlich genau der hinteren Ausbildung, die wir bei dem Hyobranchialskelett der Urodelen sahen. Dort sind die Basibranchialia schon nicht mehr in der typischen Bildung vorhanden, denn der Stiel entspringt von dem Basibranchiale, an das der dritte Schlundbogen ansetzt; man sieht deutlich, dass die Kopulagebiete zusammengeschoben und verkürzt erscheinen. Wahrscheinlich ist in diesem Stiel die postkopulare Bildung enthalten, die als Kardiobranchiale (Gegenbaur) beschrieben ist.

Beim Vogel sind also die beim Reptil allerdings auch schon kurzen vierten Visceralknorpel verloren gegangen. Dass man einmal in dem Bindegewebe dort leichte Verdichtungen finden kann, darf uns wohl nicht zu der Annahme verführen, dass die vierten Knorpel wenigstens vorknorpelig angelegt sind: ich habe sie mit Sicherheit nicht nachweisen können. Die bei den Reptilien schon einschlagende Reduktion der vierten Knorpel ist also bei den Vögeln vollendet.

Anders verhält es sich mit den zweiten Knorpeln. Von dem kranialen Teil, der Columella, rede ich hier nicht weiter, das wesentliche ist schon im Text gesagt. Wir finden nun am ausgebildeten Zungenbein des Vogels keine Spur eines zweiten Visceralknorpel. Und doch habe ich in der Abhandlung nachweisen können, dass ein Rest des medialen Teiles des zweiten Visceralknorpels als vorknorpelige Anlage wenigstens vorhanden ist: in jenen flügelartigen Fortsätzen der Copula bei der Ente und beim Sperling (das genauere ist im Text S. 559 nachzusehen). Allerdings bilden sie sich nachher wieder zurück und dann bleibt nichts von den medialen Teilen der zweiten Visceralknorpel erhalten. Mit der starken Reduktion dieser Bogenknorpel hängt ohne Zweifel auch die Reduktion

der zweiten Bogen in ihrem Relief am Mundboden zusammen. Wir haben gesehen, dass dies sehr charakteristisch für die Vögel ist. Etwas ähnliches findet sich bei den Reptilien nicht.

Nun wäre noch zu fragen, ob der orale Fortsatz der Copula dem entoglossalen Fortsatz der Reptilien entspricht. Dies ist unbedingt zu bejahen. Bei den Reptilien sitzt auf der Copula ein in die Zunge hinein laufender Fortsatz, der kontinuierlich mit dem verdickten Basihyale zusammenhängt. Ebenso bei den Vögeln. Ob er ganz oder teilweise verknöchert, spielt keine wesentliche Rolle. Wir brauchen nicht anzunehmen, dass in diesem Process. entogloss. der Vögel noch das Basihyale der zweiten Schlundbogen enthalten ist, dies kann sehr wohl in den verdickten Mittelteil der Copula mit einbezogen sein, wie wir ja auch bei den Reptilien gesehen haben, dass alle drei Visceralknorpel (II—IV) an einem verdickten Punkte der Copula ansetzen, hier also auch die Reduktion der Copula vorhanden ist, die wie wir oben sahen bei den Urodelen schon ausgesprochen ist. Es ist also ganz unangebracht, wie wir es in der Literatur finden, diesen Fortsatz als Hypohyale zu bezeichnen. Es ist ein richtiges Os glossale oder entoglossum.

Alle diese Verhältnisse lassen sich also an die bei den Reptilien beobachteten Zustände anknüpfen und wir können sagen, dass wir bei den Vögeln eine weitergehende Reduktion der Visceralknorpel der Reptilien finden, die bedingt ist durch die spezialisierte Funktion der Zunge die bei den Vögeln im ganzen nur beweglich ist, oder doch nur sehr unvollkommene Bewegungen einzelner Teile (vordere gegen den hinteren) erlaubt. Bei den Reptilien dagegen besteht eine ausserordentlich mannigfaltig bewegbare Zunge, die verschiedene und reichlichere Ansätze der Branchialmuskulatur verlangt. Nun könnte man ja sagen, die Fisch- und Urodelenzunge ist ja auch in sich wenig beweglich, warum schliesst sich die Zunge der Vögel nicht diesem Typus an, warum gebrauchen diese einen so komplizierten

Branchialapparat? Ich brauche nur kurz darauf hinzuweisen, dass dies natürlich eine unwissenschaftliche Fragestellung wäre, die ganze Stellung der Vögel im System spricht so vollkommen für die Anlehnung an die Reptilien, dass wir mit ihnen als Vergleichspunkte vor allem rechnen müssen etc.

Doch finden wir nun bei den Vögeln, um die Starrheit der Zunge zu erreichen und zu vollenden, noch eigenartige Spezialisierungen, auf die wir jetzt eingehen wollen. Ich meine die bisher und in der Literatur als Entoglossum bezeichneten Gebilde, die neben oder vor dem Entoglossum unserer Auffassung liegen. Diese Gebilde habe ich als Paraglossalia (resp. Paraglossale) bezeichnet, weil sie sich neben dem Os glossale anlegen. Das wesentliche dabei ist, dass sie dorsal vom Entoglossum paarig und selbständig auftretende Bildungen sind, die keinen direkten Zusammenhang mit dem Processus entoglossus haben. Bei beiden Tieren haben wir sie in der Anlage so gefunden. Sie können mit einander verschmelzen und können eine mediane Bildung in die Zungenspitze vorschicken.

Zu diesen Bildungen gewinnen bald die vorderen Teile der Hypoglossusmuskulatur Beziehungen, wie dies im Text dargestellt ist.

Bei diesem Punkte müssen wir noch einen Augenblick verweilen.

Wenn bei der Beschreibung und in den schematischen Abbildungen von der Entwickelung der Muskulatur davon die Rede war, dass die Muskeln an dem Seitenrande des Processus entoglossus in seiner primitiven Ausbildung ansetzen, so ist das so aufzufassen, dass sie in Bindegewebe zu endigen scheinen, das mit dem vorknorpeligen Gewebe des Entoglossum zusammenhängt. Eine scharfe Grenze ist da nicht zu machen. Wir nennen ja das Vorknorpel, was nachher zu Knorpel wird. Der Name ist kein strenger histologischer Begriff, wenigstens vorläufig noch nicht, sondern nur ein ontogenetischer oder phylo-

genetischer, wenn diese Bezeichnung erlaubt ist. Sobald nämlich hyaliner Knorpel in dem entoglossalen Fortsatz der Copula da ist, ist auch kein Muskel mehr an seinem vorderen Teil angeheftet, sondern die vorwachsenden Muskelmassen hören im Bindegewebe auf, das kaum eine leichte Verdichtung aufweist und in dem dann erst später vorknorpelige, dann knorpelige Massen auftreten.

Diese Erörterung scheint mir deswegen wichtig, weil ich Wert darauf lege, zu zeigen, dass die Paraglossalia neu auftretende Knorpelstückchen sind, die sich nicht von dem vorhandenen Visceralknorpelmaterial ableiten lassen. Vor allem haben sie absolut nichts mit den zweiten Schlundknorpeln zu tun, wie aus diesen Darlegungen genügend klar hervorgeht. Dies muss ebenfalls hervorgehoben werden, weil in der Literatur — ich verweise vor allem auf die Darstellung von Gadow-Selenka (Bronn) — gesagt ist, dass diese Gebilde aus dem zweiten Visceralbogenknorpeln entstanden sind. Damit kann ich mich durchaus nicht einverstanden erklären, denn ich sehe eben gar keinen Zusammenhang mit dem zweiten Schlundbogen. Dagegen spricht auch ihre Lage; sie finden sich durchaus nicht in dem Abschnitt der Zunge, der zu dem zweiten Bogen Beziehung hat. Nun könnte man allerdings einwenden, worauf ich auch mehrfach hingewiesen habe, dass Wachstumsverschiebungen eine starke Veränderung erzeugen können. Es ist aber von solchen Verschiebungen durchaus noch nicht die Rede, wenn das Gebilde auftritt.

Man wird nun fragen, welches ist die morphologische Bedeutung dieser Paraglossalia?

Meiner Meinung nach kann da gar nichts anderes überbleiben, als zu sagen, dass sie nur neu erstandene Knorpelstücke sind, die ihrer Lage nach absolut in das Gebiet des Tuberculum impar gehören. Am schönsten wird das beim Sperling illustriert, wo die Paraglossalia ganz dem Tuberculum impar

folgen. Aber auch die Ente passt dazu vortrefflich, namentlich mit dem Processus anterior des Paraglossale. Hiernach würde ich also das Gebiet des Tuberculum impar folgendermafsen auffassen:

Es entsteht zwischen dem ersten und zweiten Schlundbogen und besteht bei den Reptilien schon aus einem medianen Gebiet, an das sich zwei Seitenteile anschliessen. Gerade so ist es bei den Vögeln, nur dass das mediane Gebiet nicht als leistenartige Bildung in das Lumen der Mundhöhle hineinragt. Und in diesen Seitenteilen legen sich die selbständig auftretenden Knorpelstücke (Paraglossalia) an, die genau der Ausdehnung des Tuberculum folgen. Ob die mediane Kopularleiste auch eine medianes Knorpelstück erhält, das etwa als Fortsetzung des Process. entoglossalis vorhanden ist, oder ob der vordere mediane Fortsatz, den wir in verschiedener Ausbildung bei der Ente und beim Sperling fanden, als eine Kopulabildung aufzufassen ist, das lasse ich vorläufig dahin gestellt. Auch darüber, was für weitere Perspektiven sich an diese sehr bedeutungsvollen Tatsachen knüpfen, will ich augenblicklich nicht reden, da man erst, wenn wir die Ausbildung des Tuberculum in der ganzen Tierreihe kennen, seine phylogenetische Bedeutung ganz würdigen kann.

Immerhin will ich aber gleich darauf aufmerksam machen, dass wir sowohl bei den Anuren, wie auch bei den Urodelen Knorpelstückchen fanden, die vor dem bekannten Hyobranchialskelett auftreten und nicht von ihm direkt abzuleiten sind Wir haben bei den Vögeln also eine gewisse Anlehnung an diese niederen Zustände und eine weitere Ausbildung.

Dass wir in dem Tuberculum impar eine alte Einrichtung haben, die von den Urodelen bis zu den Reptilien reicht und bei der Zungenbildung eine sehr wichtige Rolle spielt, das ist in dem Abschnitt des ersten Teiles der Arbeit, der der Vergleichung gewidmet ist, bereits gesagt worden. Dasselbe Gebiet

hat bei den Vögeln eine besondere Ausgestaltung erfahren, und wir werden dieselben prinzipiellen Verhältnisse bei den Säugern wiederfinden [1]).

Auf die Entwickelung der Kehlkopfknorpel bin ich natürlich nicht weiter eingegangen.

Vergleichen wir die Muskeln der Zunge und des Hyobranchialskelettes beider Vögel, so fällt, was ja auch erwartet werden konnte, eine besondere Gleichförmigkeit aller Muskeln auf, d. h. es sind alle Muskeln, die bei der Ente gefunden und beschrieben worden sind, auch beim Sperling vorhanden und bei der Entwickelung der einzelnen Muskeln zeigt sich prinzipiell derselbe Entwickelungsgang. Die ausgebildeten Muskeln zeigen sich aber doch etwas verschieden im Hinblick auf die stärkere oder geringere Ausbildung bei der einen oder der anderen Art.

Ich brauche kaum auf die Wichtigkeit hinzuweisen, die die Nerven für die Vergleichung besitzen und es ist deswegen unumgänglich, dass diese auch hier berücksichtigt werden müssen.

Bei beiden Tieren finden wir vom ersten bis dritten Schlundbogen Muskelblasteme geliefert, zu denen Nerven von vornherein Beziehung haben, die der Differenzierung jener folgen. Was die Frage anlangt, ob die Nerven mit den Muskeln zusammen vorwachsen, oder ob die Nerven in die Muskelanlagen erst vordringen, so kann ich für die späteren Stadien mit Sicherheit angeben, dass beide gleichmäfsig vorwachsen und dass die Differenzierung der Muskeln mit der der Nerven gleichen Schritt hält; und deswegen glaube ich auch, dass die Beobachtungen von Nussbaum über die Beziehungen von Nervenverlauf und -Eintritt zum Muskel von allgemeiner Bedeutung sind. Wie sich dies aber in der ersten Anlage verhält, darüber kann ich nur sagen, dass ich für die drei Gehirnnerven der ersten drei Schlundbogen

[1]) Dass es die Bezeichnung „impar“ eigentlich nicht verdient, ist mehrfach gesagt worden, ich müsste also eigentlich eine andere Bezeichnug dafür geben, was ich aber trotzdem nicht für tunlich halte.

den Eindruck gewonnen habe, dass der Nerv sekundär zu dem Muskelblastem vorwächst. Eine definitive Entscheidung der Frage kann ich damit natürlich nicht geben. Mit unseren bisherigen Methoden ist die Frage eben nicht endgiltig zu lösen. Vielleicht geben die neuen bedeutsamen Cajalschen Entdeckungen auch hier ein Mittel zur Hand.

Ausser diesen Schlundbogennerven kommt noch als wesentlicher Nerv der Hypoglossus hinzu, der, wie die Entwickelung lehrt, sekundäre Beziehungen zu den Schlundbogen hat. Das ist aber schon eine allgemeine Betrachtung, die wir erst ausführlich erörtern können, wenn wir den Überblick über die ganze Tierreihe gewonnen haben.

Diese vier Muskelblasteme liefern vier Gruppen von Muskeln, die alle für uns in Frage kommen. Allerdings liefern sie Muskeln, die nicht nur zu unserem speziellen Gebiet gehören. Sowohl der Trigeminus, als der Facialis, als der Glossopharyngeus und der Hypoglossus liefern noch andere Muskeln, die anderen Gebieten angehören. Natürlich musste ich bei der Untersuchung auch diese beachten, sie sind aber nicht im Text erwähnt worden und sollen auch jetzt fortgelassen werden.

Bei beiden Tieren finden sich dieselben gleichbenannten Muskeln, allerdings von verschiedener Ausbildung, die hier nicht noch einmal aufgeführt zu werden brauchen.

Einen Unterschied finden wir eigentlich nur in dem vorderen Teil der Zunge, die hinteren Muskeln sind ganz gleich, nur dass z. B. der Musculus stylohyoideus beim Sperling kräftig entwickelt ist, während er bei der Ente ganz schwach ist. Vorn finden wir bei der Ente den M. mylohyoideus schwächer, in dem er nicht so weit nach vorn zum Unterkieferwinkel reicht.

Dort finden wir ebenso sehr schwach den Geniohyoideus, der sich in der ersten Anlage bei beiden Tieren ganz ähnlich verhält, dann aber bei der Ente sehr wesentlich zurückbleibt, so dass er beim erwachsenen Tier so minimal ist, dass er von

einigen Beobachtern überhaupt nicht gefunden wurde. Beim Sperling ist er nicht zu übersehen.

Und endlich sind die an der ventralen Seite des Zungenbeines liegenden M. hyoglossi sehr wesentlich anders, beide viel stärker beim Sperling als bei der Ente. Der vordere geht beim Sperling zu dem vordersten unparen Knorpelstück, bei der Ente noch über dies hinaus zur Haut der Zungenspitze. Dass dies alles funktionelle Differenzierungen sind, ist klar; damit hängt die zweifellos schwerfälligere Bewegung der Spitze der Entenzunge zusammen. Nicht nur hieraus wird klar, dass wir bei der Ente eine speziellere Differenzierung der Zunge haben, als beim Sperling, der zweifellos eine mehr primitive Ausbildung der Zunge hat.

Nach dem durch die vorliegenden Untersuchungen der Entwickelungsgang der einzelnen Gruppen und die Zugehörigkeit zu bestimmten Nerven festgestellt wurde, kann über die Bedeutung der einzelnen Muskel bei den Vögeln selbst keine wesentlicher Zweifel mehr herrschen, und viele von den Fragen, die z. B. bei Gadow in dieser Hinsicht aufgestellt werden, finden damit ihre Erledigung. Es ist wohl überflüssig auf diese im einzelnen einzugehen.

Bei den Vögeln kommt es wie bei niederen Tieren zu der Ausbildung von wohl abgrenzbaren Branchiocoelomresten in der Reihe der Schlundbogen. Nach den Untersuchungen von van Wijhe etc. wissen wir, dass wir diese als Abkömmling der Seitenplatten aufzufassen haben, die bei niederen Tieren die Muskulatur der Kiemenbogen liefern. Da das Branchiocoelom aber nicht nur Muskulatur liefert, so darf man, wie Corning richtig bemerkt, diesen Ausdruck nicht für die Masse von Zellen gebrauchen, die ziemlich lange Zeit gut abgegrenzt ist und dann Muskelzellen produziert. Dieser Ausdruck hat also nur in den frühesten Stadien Berechtigung. Dass diese Bildungen, die wir bei den Vögeln beschrieben haben, denen der Reptilien voll-

kommen entsprechen, bedarf kaum der Erörterung. Auch hier ist eine epitheliale Anordnung der Zellen nicht zu erkennen, man darf aber vielleicht ihre wenigstens teilweise scharfe Abgrenzung gegen das umliegende Gewebe als Ausdruck ihres epithelialen Charakters annehmen.

Wie die erste Anlage dieser Kiemenbogenmuskulatur bei den Reptilien und Vögeln in gleicher Form auftritt, so verhält sich auch gleichmäſsig die erste Anlage der Hypoglossusmuskulatur. Es ist Cornings Verdienst, diese bei den Reptilien klar gelegt zu haben, und wie im Text schon auseinandergesetzt wurde, habe ich seine Angaben für die Vögel bestätigen können. Allerdings kommt es hier nicht zu kolbigen Knospen, die von dem zweiten bis fünften Myotom ventral bei den Reptilien vorgeschickt werden, sondern die von den Myotomen austretenden Zellen fliessen sehr schnell zu einem gemeinsamen Strang, der in den Abbildungen dargestellt ist, zusammen. Da hier auch der Nerv von der medialen Seite hinzutritt, herrscht auch darin Übereinstimmung mit den Reptilien.

Die genaue Ausbildung der gesamten Schlundbogenmuskulatur wurde bei den Reptilien nicht verfolgt, wir können daher vorläufig auch keine Vergleichung des Entwickelungsganges bei beiden Klassen, vornehmen. Ich hoffe das aber gelegentlich noch nachholen zu können und auch die Amphibien in den Kreis der Betrachtung zu ziehen, von denen jetzt ja genaue Untersuchungen von Drüner vorliegen, die viele verschiedene Formen umfassen.

Bei dieser Gelegenheit würden dann auch die wichtigen Arbeiten Fürbringers zu besprechen sein, worauf ich jetzt verzichten muss.

Wir müssen uns hier auf die eigentliche Zungenmuskulatur beschränken.

Wir sahen, dass bei den Reptilien der M. genioglossus von der dorsalen Hälfte des Geniohyoideus in die Zunge hinein-

wächst, und zwar nach ihrer dorsalen Seite. Ähnliches sehen wir beim Sperling, wo diese Muskulatur gut entwickelt ist, aber auch bei der Ente. Nachdem der Hypoglossus-Muskelstrang, der in die Zunge hinein wächst, sich dadurch in zwei Hauptportionen geteilt hat, dass ein Teil an dem Zungenbein inseriert, während der andere von dort bis zum Unterkieferwinkel reicht, wächst dieser letztere nun seinerseits aboral in die Zunge hinein. Im wesentlichen sind also dieselben Vorgänge bei beiden Klassen zu konstatieren. Immerhin bleiben insofern sehr bedeutende Unterschiede, als bei den Reptilien ein wohl ausgebildeter M. geniohyoideus, genioglossus, und hyoglossus entwickelt ist, die bei dem Vogel deswegen schon sehr rudimentär sind, weil alle Muskeln, die in der Zunge enden, an Skelettstücken inserieren, und die wenigen Fasern des genioglossus etc., die das nicht tun, so gering sind, dass sie für die Zungenbewegung kaum in Betracht kommen. Die Zunge der Eidechse ist eben ein sehr bewegliches Organ, das in allen ihren einzelnen Abschnitten gut bewegt werden kann, wovon in dem Maſse bei den Vögeln, wie wir gesehen haben, nicht im entferntesten die Rede ist. Zudem existiert hier auch keine eigentliche Binnenmuskulatur, die bei der Eidechse zur reichen Entfaltung kommt.

Die Nerven der Zunge und des Mundbodens mit seiner Muskulatur sind bei beiden untersuchten Spezies zu Anfang absolut ähnlich. Wir finden entsprechend den Schlundbogen, die für diese Gegend Verwenduug finden, den Trigeminus (I) Facialis (II) und Glossopharyngeus (III) beteiligt und ferner als ursprünglich spinalen Nerven den N. hypoglossus, der zunächst garnichts mit dieser Gegend zu tun hat und erst ganz allmählich in die Zungenanlage von der ventralen Seite hineinwächst.

Im Laufe der weiteren Entwickelung finden wir fernere Übereinstimmung bei dem Facialis und Hypoglossus, die höchstens für den letzteren Nerven insofern etwas gestört wird, als

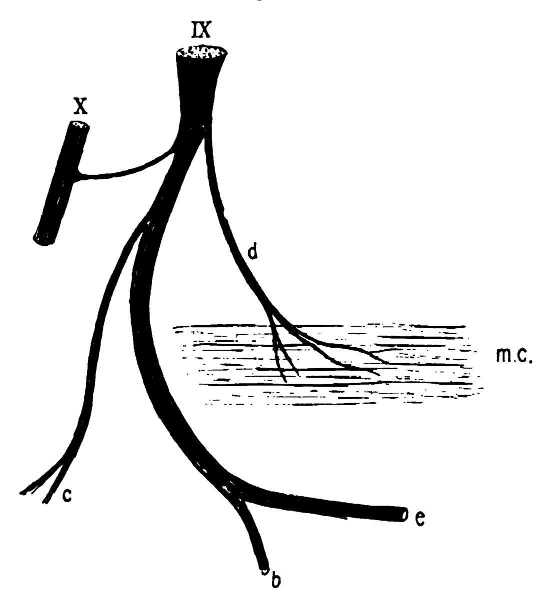
sein vorderer Ast beim Sperling, da sich hier im vorderen Teil der Zunge mehr Muskeln finden, stärker ist als bei der Ente. Auch der Trigeminus lässt beim Sperling insofern einen Unterschied erkennen, als er dort einen stärkeren Ramus mylohyoideus entsendet, was z. T. mit der stärkeren Ausbildung der Trigeminusmuskulatur zusammenhängt.

Den bedeutendsten Unterschied zeigt der Glossopharyngeus. Er verhält sich bei der Ente so, dass er abgesehen von seinen Schlundästen einen starken Ast für die Zunge abgibt, der unter der dorsalen Decke der Zunge nach vorn zur Spitze verläuft, um dort überall die sensible Versorgung zu übernehmen. Auf diesem Wege durchbohrt er den Musculus keratomandibularis, dem vor seinem Durchtritt motorische Zweige abgegeben werden.

Beim Sperling geht der Zungenast nicht durch diesen Muskel, sondern er verläuft medial vom Zungenbein nach vorn zur Zunge und ist ganz ausserordentlich viel schwächer als bei der Ente. Der Muskel bekommt einen Ast, der in ihm endet, und nicht durch ihn hindurch tritt. Wenn wir das Schema des Nervus glossopharyngeus, das in der Textfigur 74 abgebildet ist, zur Grundlage nehmen, dann ist beim Sperling der Ast e nicht vorhanden, sondern nur die bei d bezeichnete Muskeläste, der Ast b geht dann als starker Ast in die Zunge, nachdem er noch den Kehlkopfast abgegeben hat. Bei Vergleichung der Textfiguren 74 u. 96 wird das ohne weiteres klar werden.

Warum der Nerv bei beiden Tieren einen verschiedenen Weg einschlägt, um zur Zunge zu gelangen, kann wohl nur damit zusammenhängen, dass die Entenzunge eine bei weitem feinere Ausbildung des Tastvermögens besitzen muss als die des Sperlings, und der viel dickere Zungennerv der Ente den kürzesten Weg einschlagen wird, um zu seinen Endorganen zu gelangen.

Figur 96.



Schematische vergrösserte Darstellung des Verhaltens des N. Glossopharyngeus beim Sperling unter Zugrundelegung der Figur 74, die für die Ente gezeichnet war.

IX = N. glossopharyngeus.
X = Vagus d. Muskelast für den Musculus keratomandibularis (c. m.)
e — Ast für die Zunge (Ramus lingualis).
b = Ramus laryngeus.
c = Ramus pharyngeus.

Man kann auch bei der Vergleichung der Art der Nahrungsaufnahme bei beiden Tieren ersehen, dass die Ente ein feines Unterscheidungsvermögen dessen, was geniessbar oder nicht geniessbar ist, in der Zunge und natürlich auch im Schnabel haben muss. Sie wühlt im Schlamm mit dem Vorderteil des Kopfes und kann dabei nur fühlen, ob sie etwas fressbares findet, dazu dienen die erstaunlichen Sinnesapparate. Der Sperling macht diese Unterscheidung zum grössten Teil durch den Geruchssinn und den Gesichtssinn, erst zuletzt durch das Gefühl der Zunge.

Es ist zudem nicht unwahrscheinlich, dass alle Sinnesapparate der Zunge, die nur vom Glossopharyngeus versorgt werden, ein der Geschmacksempfindung der höheren Tiere ähnliches Gefühl vermitteln, nachdem der Geruch und das Tastgefühl des Schnabels seine Aufgabe in der Auswahl der Nahrung geleistet hat. Wahre Geschmacksknospen kommen auf der Zunge der Vögel nicht vor, trotzdem ist eine spezifische Differenzierung des durch den Glossopharyngeus vermittelten Reizes nicht ausgeschlossen.

Die Zunge der Vögel besitzt keinen sensiblen Ast vom Trigeminus, der bei den Reptilien als neuer Ast der Zunge hinzugetreten war; ihr fehlt also der Nervus lingualis, wir sehen nur, dass der Mundboden sensibel vom Trigeminus versorgt wird. Es ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass allerfeinste Nervenäste von diesem Gehirnnerven auch zu dem Seitenrand der Zunge aufsteigen, mit Sicherheit nachweisen konnte ich sie auch nicht mikroskopisch. Diese könnten dann die Stelle des eigentlichen N. lingualis vertreten. Dass der Nerv fehlt, ist um so wunderbarer, als ja auch bei der Zunge der Vögel nachgewiesen wurde, dass ein Teil des ersten Schlundbogens in den seitlichen Zungenwülsten zur Zunge verwendet wird, mit denen bei den Reptilien der N. lingualis zur Zunge tritt und sein Hinzutreten erklärt wurde.

Offenbar hängt damit auch das Fehlen der Chorda tympani zusammen, die um so weniger Funktion hätte, als der Nervus glossopharyngeus ja bis zum vordersten Teil der Zunge zieht.

Bei den Vögeln muss es also zu einer Reduktion des Tastnerven kommen und seine Funktiou übernimmt nun natürlich in dem oben erwähnten Sinne der neunte Gehirnnerv, der eine erstaunliche Ausbildung erfährt. Die Art der Nahrungsaufnahme und die dadurch bedingte funktionelle Differenzierung der Zunge spielt dabei eine ausschlaggebende Rolle.

Die Innervation des Musculus keratomandibularis durch den

Nervus glossopharyngeus scheint mit der Sicherheit bisher noch nicht bekannt zu sein. Gadow sagt z. B:

»Innervation durch Zweige aus dem N. hypoglossus; einige Nervenäste kommen, aber nur scheinbar aus dem N. glossopharyngeus« und: »Bei Gypagus papa ging ein starker Teil des R. lingualis (des Glossopharyngeus) direkt zum Musculus geniohyoideus (unser M. keratomandibularis); wie er die dazu nötigen Elemente aus dem N. hypoglossus erhielt, blieb mir unerfindlich«. Nun ich habe nachgewiesen, dass die erste Anlage des Muskels nichts mit der Hypoglossusmuskulatur zu tun hat, und ich halte es für unnötig, den Verlauf derjenigen Fasern des Glossopharyngeus, die über den Vagus vom Hypoglossus herkommen könnten, hier näher zu erörtern.

Der Nervus glossopharyngeus ist zugleich bei den Vögeln ein schlagendes Beispiel dafür, wie weit sich ein Nerv aus seinem ursprünglichen Gebiet entfernen kann, indem er hier aus dem dritten Schlundbogen in das Gebiet des ersten hineingewachsen ist.

Der Nervus hypoglossus verhält sich bei den Vögeln ebenso wie bei den Reptilien, indem fünf Wurzeln zu seiner Bildung zusammentreten, die man bei jungen Stadien mit Sicherheit nachweisen kann, [cf. die Angaben von Corning (99)].

Die Drüsen der Zungen von den beiden untersuchten Tieren verhalten sich, wie schon oben erwähnt worden ist, recht verschieden. Vor allem muss betont werden, dass die Drüsen des Sperlings erheblich zahlreicher sind als die der Ente. Trotzdem können wir prinzipiell dieselbe Anordnung bei beiden Vögeln feststellen.

Bemerkenswert ist zunächst, dass der mittlere Teil des Zungenkörpers bei der Ente fast frei von Drüsen ist, während dort beim Sperling besonders im hinteren Teil die Drüsen reichlich stehen. Zweifellos ist diese Eigentümlichkeit, wodurch sich die Ente von den nicht im Wasser lebenden Vögeln auszeichnet, auf die starke Verhornung der Rückenfläche, die

zum Zerdrücken und Verkleinern der Nahrung dient, zurückzuführen. Die Muskeln, die am Zungenbein ansetzen, können so auf das Sattelgelenk, das zwischen dem Entoglossum und dem Paraglossale liegt, einwirken, dass der vordere Teil der Zunge mit dem hinteren einen dorsalwärts gerichteten Winkel bildet und die stark verhornten Leisten werden dann gegen den Oberschnabel gepresst. Derartige Bewegungen sind beim Sperling nicht möglich.

Bei der Ente haben wir eine gesonderte Gruppe der Glandulae sublinguales beschrieben; sie entspricht beim Sperling den vorderen sublingualen Drüsen, die mit den hinteren zusammen hängen und die als wahre Speicheldrüssn bezeichnet werden können, da sie als voluminöse Körper weit in die Tiefe reichen. Bei der Ente kommen diese nur in geringem Mafse zur Entwickelung und zeichnen sich von den übrigen Drüsen, die nach hinten als Pharynxdrüsen bezeichnet sind, nur wenig aus. Auch beim Sperling schliessen sich die Pharynxdrüsen sofort an die hintere sublinguale Drüsengruppe an.

Auf dem Zungenkörper und dem Zungengrunde liegen bei der Ente die Glandulae linguales anteriores, die Gl. l. posteriores und die Gl. linguo-laryngeales. Die Glandulae l. a. entsprechen wie man aus der Vergleichung der Textfiguren 76 und 95 ohne weiteres sehen kann, den lateralen lingualen Drüsen des Sperlings. Die Gl. l. p. entsprechen den medialen lingualen Drüsen, die bei beiden Tieren auf den Zungengrund hinreichen. Sie sind beim Sperling nicht von den laryngealen zu trennen, während diese letzteren als Gl. linguo-laryngeales eine besondere Gruppe bilden.

Die vorderen Unterzungendrüsen entsprechen, wie Gaupp (88) erwähnt hat, durchaus denen der Reptilien.

Die hinteren Drüsengruppen sind, wie Gaupp ebenfalls angegeben hat, schwieriger zu homologisieren. Ihrer Entwickelung nach schliessen sie sich an die vorderen und die pharyn-

gealen Drüsen an, wenn sie sich allerdings auch zuerst von allen Drüsen entwickeln. Wohl am einfachsten wäre es anzunehmen, dass der Mundboden, der, wie wir von Amphibien her wissen, die ausgesprochene Fähigkeit hat, Drüsen zu produzieren, diese, nachdem er seine Drüsen gewissermafsen an die Zunge abgegeben hat, nicht ganz verlor, sondern gegebenen Falles, wie hier bei den Vögeln wiederbekommt. Die Zungendrüsen werden vom Glossopharyngeus die übrigen Drüsen vom Trigeminus innerviert.

Die Entwickelung des Tuberculum impar in der Tierreihe hat gelehrt, dass wir in ihm ursprünglich bei den Amphibien ein Mundbodengebiet, das reich mit Drüsen ausgestattet ist, vor uns haben. Wir müssen nun fragen, ob diese Eigenschaft auch hier noch in der Ontogenie der Vögel wieder auftritt, da diese durch ein besonders mächtig gebildetes Tuberculum ausgezeichnet sind. Freilich hat der Teil der Zunge, der vom Tuberculum impar gebildet wird, beim Sperling Drüsen, aber auch Gebiete, die nichts mit dem Tuberculum impar zu tun haben. Bei der Ente fanden wir im Tuberculumgebiet ganz wenig Drüsen, so dass wir also sagen müssen, dass diese Eigenschaft des Tuberculum nicht mafsgebend für die Drüsenausbreitung auf der Zunge der höheren Tiere ist, wie wir es übrigens auch schon bei den Reptilien feststellen konnten. Die Zunge wird zunächst im ganzen mit Drüsen versehen, und erst später werden je nach funktionellem Bedarf, einzelne Stellen von Zungendrüsen frei, für die dann wohl die Mundbodendrüsen eintreten können.

Göttingen, den 14. September 1904.

Erklärung der Tafelfiguren.

Fig. 1—26 Ente (Anas bochas).

Fig. 1. Rekonstruktion des Mundbodens des Entenembryo: Stadium IV. Die Rekonstruktion wurde bei 100facher Vergrösserung angefertigt. Die Zeichnung wurde bei 50facher Vergrösserung gemacht. I—II—III bezeichnen wie in allen folgenden Figuren die Zahl der Schlundbogen. Die Schnittflächen sind weiss gelassen, nur die Arterien sind dort angedeutet. Am vorderen Ende der Rinne, die zwischen den medialen Teilen der ersten Schlundbögen liegt, erkennt man den Rest der Rachenmembran.

Fig. 2. Rekonstruktion des Mundbodens vom Stadium V der Ente. Vier Schlundbögen sind auf jeder Seite zu sehen, zwischen denen vom zweiten an eine verschieden tiefe mesobranchiale Rinne vorhanden ist. Am hinteren Umfang der Zeichnung sieht man in das geschlossene Darmrohr. Vergrösserung des Modells 1:100, der Zeichnung 1:50.

Fig. 3. Rekonstruktion des Mundbodens von Ente VI. Besonders deutlich tritt im Vergleich zu den ersten beiden Stadien die Verbreiterung des vorderen Schlundbogengebietes hervor. Am Ende des ersten Schlundbogens liegt median die unpaare Thyreoideaanlage.

Vergrösserung des Modells 100fach, der Zeichnung 50fach.

Fig. 4. Rekonstruktion des Mundbodens von Ente VII. Vor der medianen Thyreoideanlage, deren Grube deutlich zu sehen ist, liegt das in der Zeichnung nur wenig vortretende Tuberculum impar in der ersten Anlage.

Fig. 5. Rekonstruktion des Mundbodens von Ente IX. Bei dieser Ansicht ist der zweite Schlundbogen in seinem medialen Gebiete fast gar nicht mehr zu sehen und auch nicht bezeichnet.

Das Gebiet des Tuberculum impar springt vor dem medianen Eingang zur Anlage der Glandula thyroidea deutlich hervor. Zwischen den sechsten Schlundbögen liegt der Eingang zum Vorderdarm.

Fig. 6. Rekonstruktion des Mundbodens von der Ente X. Die Zeichnung ist bei 30facher Vergrösserung angefertigt. Unmittelbar vor der unpaaren Thyreoideaanlage liegt das wohl erkennbare Tuberculum impar.

Die Thyreoideaanlage liegt am vorderen Rande der dritten Schlundbogen. Infolge dessen reicht das Tuberculum impar auch bis zu diesem Punkte mit seinem aboralen Ende (cf. Textfigur 11). Die fünften Schlundbogeu sind nicht mit dargestellt.

Fig. 7. Rekonstruktion des Mundbodens der Ente, Stadium XI, gezeichnet bei 30facher Vergrösserung. Die Verbreiterung des oralen Gebietes gegenüber Fig. 6 ist erheblich, indem die ersten Bogen neben der medianen Rinne sehr stark nach vorn vorgewachsen sind. Hinter dieser Rinne liegt die im Text beschriebene Brücke. Hinter ihr die kleine Vertiefung und dann folgt das Gebiet des Tuberculum impar, an dessen hinterem Rande die mediane Thyreoideaanlage liegt. Von dieser geht zu den sechsten Schlundbogen die mediane Leiste.

Fig. 8. Rekonstruktion des Mundbodens von der Ente, Stadium XIII, gezeichnet bei 30facher Vergrösserung. Die mediane Thyreoideaanlage ist durch einen schwarzen Punkt bezeichnet; vor ihr liegt das Gebiet des Tuberculum impar, das ziemlich flach ist. Die seitlichen Zungenwülste (cf. Textfigur 15) sind sehr deutlich. Die fünften Schlundbogen sind eben noch zu erkennen.

Fig. 9. Rekonstruktion vom Mundboden der Ente, Stadium XIV, gezeichnet bei 30facher Vergrösserung. Die vierten und fünften Schlundbogen sind nicht mehr zu sehen. Die mediane Thyreoideaanlage ist hinter der medianen Zungenrinne, die an Stelle der bei Eidechsen dort sichtbaren Kopularleiste auftritt, als schwarzer Punkt markiert. Das Gebiet des Tuberculum impar ist zu erkennen, aber weder gegen die seitlichen Zungenwülste, noch gegen die medialen Enden der zweiten Schlundbogen ganz deutlich abzugrenzen.

Fig. 10. Rekonstruktion des Mundbodens der Ente, Stadium XV, gezeichnet bei 30facher Vergrößerung. Deutliches Vorwachsen der oralen Enden der ersten Bogen, mit Flacherwerden der sie trennenden medianen Spalte. Vertiefung der Gruben am vorderen Ende des Tuberculum impar und der seitlichen Zungenwülste. Verlängerung der medianen Zungenrinne. Glandula Thyreoidea in der Mittellinie durch einen Punkt bezeichnet.

Fig. 11. Rekonstruktion des Mundbodens der Ente, Stadium XVII. Gezeichnet bei 30facher Vergrösserung. Die mediane Zungenspitzenleiste sehr deutlich; vor ihr liegen lateral die ziemlich tiefen Zungenrandgraben, die die seitlichen Zungenwülste nach vorn begrenzen. Diese, sowie die Seitenteile des Tuberculum impar, sind deutlich vom übrigen Mundboden abgesetzt. Die zweiten und dritten Schlundbogen sind zu erkennen, nicht mehr jedoch die

mediane Thyreoideaanlage. Die Ausdehnung der medianen Zungenrinne hat nicht unerheblich zugenommen.

Fig. 12. Rekonstruktion des Mundbodens der Ente, Stadium XX. Die Zeichnung ist bei 30facher Vergrösserung angefertigt. Das mächtige Vorwachsen der ersten Bogenränder fällt sofort auf, sowie die bedeutende Vergrösserung der oralen Partien des ganzen Gebietes gegenüber den aboralen Teilen. Die Zungenspitzenleiste, sowie die Zungenrandgraben sind sehr deutlich, letztere stark aboralwärts gewandert. Die mediane Zungenrinne durchzieht das ganze Gebiet des Tuberculum impar, an das sich lateral vorn die seitlichen Zungenwülste angelegt haben, deren Ausdehnung durch die Vergleichung dieser Tafelfigur mit der Textfigur 16 sehr klar wird. Mit 1 ist die Stelle der ersten inneren Schlundtasche bezeichnet In den zweiten und dritten Schlundbogen sind die Knorpelanlagen durch runde Umrisse bezeichnet.

Fig. 13. Rekonstruktion des Mundbodens der Ente, Stadium XXI. Die seitlichen Zungenwülste haben sich an das Gebiet des Tuberculum impar angelegt (cf. die entsprechende Textfigur 17). 1 bezeichnet die Stelle der ersten inneren Schlundtasche.

Fig. 14. Zeichnung bei 20facher Vergrösserung nach dem Präparat, das von einem konservierten Embryo hergestellt wurde. Die ganze Zungenanlage hat sich von dem Mundboden recht gut abgegrenzt. Vor der Zungenspitze liegen die beiden Brückenschenkel, die sich zu den kleinen Wülsten umgewandelt haben und die zwischen sich die vordere Zungenspitzenleiste fassen, die wenig deutlich hervortritt. Am Seitenrande der Zunge macht sich noch die Abgrenzung der an das Tuberculum impar angelegten seitlichen Zungenwülste kenntlich *. Die erste innere Schlundtasche ist mit 1 bezeichnet; hinter ihr liegen die noch wohl abgrenzbaren zweiten und dritten Schlundbogen. Vor dem Kehlkopfseingang liegt das im Text beschriebene kleine vierseitige Feld. Der Aditus laryngis ist schlitzförmig.

Fig. 15. Abbildung des ausspräparierten Mundbodens von der Ente, Stadium XXII, gezeichnet bei ca. 15facher Vergrösserung (cf. Fig. 14 und den Text, sowie die Textfigur 20).

Fig. 16. Rekonstruktion des Mundbodens der Ente, Stadium XXIV, ca. 12fache Vergrösserung. Die Abgrenzung des Seitenrandes der Zunge und des hinteren Teiles des Zungenkörpers beginnt deutlicher zu werden. Ausserdem sind die vor der Zungenspitze liegenden kleinen Wülste jetzt nicht mehr quer, sondern parallel zu den Längsachsen des Unterkiefers gestellt.

Fig. 17. Präparat von dem Mundboden der Ente, Stadium XXV. Nach dem Präparat bei ca. 15facher Vergrösserung gezeichnet. Die vor der Zunge

liegenden Wülste sind länger geworden, überhaupt ist der ganze Unterkiefer vor der Zungenspitze erheblich nach vorn gewachsen. Besonders wichtig ist das Auftreten der hinteren Grenzfurche der Zunge; die ihr entsprechende Linie ist mit einem * bezeichnet. In ihr liegt genau in der Medianlinie ein nach hinten vorragender stumpfer Höcker. Lateral am Zungenrande liegt der im Text beschriebene kleine Hügel. Da wo der Verweisungsstrich, der mit II bezeichnet ist, in der Figur endet, befindet sich die immer noch erkennbare Grenze zwischen zweitem und drittem Schlundbogen (cf. Textfigur 21, in der die Gebiete der Schlundbogen und die des Tuberculum impar, sowie der seitlichen Zungenwülste eingetragen sind).

Fig. 18. Präparat des Mundbodens der Ente, Stadium XXVII, bei ca. 15 facher Vergrösserung gezeichnet. Veränderung des Seitenrandes der Zunge und Verschmälerung des hinteren Abschnittes bei gleichzeitigem Längerwerden der ganzen Anlage.

Fig. 19. Zeichnung nach dem Präparat des Mundbodens der Ente, Stadium XXX, bei 15 facher Vergrösserung. Starkes Vorwachsen der Zunge und des Unterkiefers, Abhebung der Zunge vom Unterkiefer; bei 1 die ungefähre Stelle der ersten inneren Schlundtasche. Die Verteilung der einzelnen Abschnitte der Anlagen der Zunge ist aus der zugehörigen Textfigur 22 ersichtlich.

Fig. 20. Zeichnung nach einem Präparat des Mundbodens der Ente, Stadium XXXI, bei ca. 10 facher Vergrösserung. Verschmälerung des aboralen Bezirkes der Zunge, sodass diese allenthalben fast gleich breit (mit Ausnahme der Spitze) ist. Der Zungenrand überragt vorn und hinten die Anheftungsstelle. Auf dem Rücken der Zunge sieht man die mediane Zungenrinne, seitlich davon die Anlage der Hornleisten, dann die durch eine Furche abgegrenzte am Seitenrande liegende Gegend, die hinten den deutlich sichtbaren Knopf jederseits besitzt.

Im Zungengrund liegt jederseits lateral der buckelförmige Wulst, der auch schon in dem vorigen Stadium sichtbar wurde.

Fig. 21. Präparat vom Mundboden etc. der Ente, Stadium XXXIII, gezeichnet bei 10 facher Vergrösserung.

Fig. 22. Präparat vom Mundboden und der Zunge der Ente, Stadium XXXV, gezeichnet bei ca. 10 facher Vergrösserung (cf. Textfigur 24).

Fig. 23. Ansicht der Zunge der Ente mit Unterkiefer beim erwachsenen Tiere in natürlicher Grösse. Erklärung des * im Text Seite 389.

Fig. 24. Ansicht der Zunge und des Unterkiefers der Ente vom erwachsenen Tier, von der Seite gesehen, zugleich mit stark emporgehobener

Zunge, um die an dem vorderen freien Ende der Zunge befindlichen ventralen Bildungen zu zeigen.

Fig. 25. Ansicht der abgeschnittenen Zunge der erwachsenen Ente von der ventralen Seite her. Natürliche Grösse. 1 = die im Text beschriebenen Zipfel, 2 = die Falte, die bei der Aufsicht der Zunge (Fig. 23), nachdem sie an der Zunge entlang gelaufen ist, an dem mit * bezeichneten Orte zu finden ist.

Fig. 26. Zungenbein von der erwachsenen Ente. a = Paraglossale mit vorn daransitzendem Knorpel, b = Entoglossum, c = Urohyale, d = Keratohyale. Natürliche Grösse.

Fig. 27—39 Sperling (Passer domesticus).

Fig. 27. Rekonstruktion des Mundbodens vom Sperling, Stadium I. Fünf Schlundbogen sind wohl ausgebildet. Die zweiten sind durch eine Art Kopulabildung verbunden, während zwischen den aboralen Bogen median eine Rinne zu sehen ist. Gezeichnet bei 30 facher Vergrösserung.

Fig. 28. Rekonstruktion des Mundbodens vom Sperling, Stadium II. Angefertigt bei 60 facher Vergrösserung, gezeichnet bei 30 facher Vergrösserung. Die ersten Schlundbogen sind voluminöser geworden, die zweiten haben sich schon etwas verkleinert. An ihrer Copula liegt die mediane Thyreoideaanlage, die eine tiefe Grube bildet. Die dritten Schlundbogen sind dicker, als die zweiten.

Fig. 29. Rekonstruktion des Mundbodens vom Sperling, Stadium III, angefertigt bei 60 facher, gezeichnet bei 30 facher Vergrösserung. Die ersten Schlundbogen sind sehr mächtig entwickelt. Hinter der medianen Furche, die sie trennt, liegt das Tuberculum impar, an dessen hinterem Rande die Stelle der medianen Thyreoideaanlage bezeichnet ist, die infolge der weiteren Reduktion der zweiten Schlundbogen bis in den oralen Rand der dritten Bogen verdrängt ist. Letztere sind durch eine wulstartige Copula mit einander in Verbindung.

Die seitlichen Zungenwülste sind am ersten Schlundbogen eben angedeutet.

Fig. 30. Rekonstruktion des Mundbodens des Sperlings, Stadium IV. Stärkeres Hervortreten der den ersten Schlundbogen angehörigen seitlichen Zungenwülste und des Tuberculum impar. Die mediane Thyreoideaanlage ist noch bezeichnet. Hinter ihr liegt die Kopulaähnliche Bildung, von der aus

eine mediane Leiste nach dem Aditus laryngis hinzieht (cf. Textfigur 78). Vergrösserung 30fach.

Fig. 31. Direkte Zeichnung bei 30facher Vergrösserung vom Mundboden des Sperlings (in Zenckerscher Flüssigkeit konserviert), Stadium IV. Die seitlichen Zungenwülste (S. W.) haben sich an den vorderen Rand des Tuberculum impar angelegt und sind oralwärts gegen den ersten Bogen durch eine ziemlich tiefe Furche getrennt. Das Tuberculum impar (T. i.) hat eine laterale starke Ausladung, an die sich die rudimentären zweiten Schlundbogen angelegt haben. Die übrigen Verhältnisse der aboralen Teile haben sich nicht verändert (Textfigur 79).

Fig. 32. Zeichnung nach einem Präparat des Mundbodens vom Sperling, Stadium VII. 30fache Vergrösserung. Die Zungenanlage hat sich oral zugespitzt. Das Tuberculum impar reicht nicht bis vorne hin, sondern ist dort durch die aneinander gelagerten Stellen der ersten Schlundbogen überlagert. Die mediane Thyreoideaanlage ist nicht bezeichnet (cf. Textfigur 80).

Fig. 33. Zeichnung nach einem Präparat des Mundbodens vom Sperling, Stadium IX). 30fache Vergrösserung. Zur Orientierung vergleiche man Textfigur 81. Die oral stark vorgewachsene Zunge lässt einen rundlichen Zungenspitzenhöcker und einen mittleren Höcker erkennen. Ersterer gehört den median vereinigten Zungenwülsten an, letzterer dem Tuberculum impar. Die seitlichen Partieen des Tuberculum impar werden rechts durch den Verweisungsstrich T. i. durchschnitten Der Kehlkopf ist stark oral vorgewachsen. Vor diesem liegt ein im Text erwähntes vierseitiges Feld.

Fig. 34. Zeichnung des Mundbodens vom Sperling, Stadium X. Die Konturen der zungenbildenden Abschnitte sind stark verwischt, man kann sich über die einzelnen Gebiete aber orientieren, wenn man die Textfigur 82 vergleicht. Das Feld vor dem Kehlkopf ist kleiner geworden. 30fache Vergrösserung.

Fig. 35. Zeichnung des Mundbodens des Sperlings, Stadium XI, bei 20facher Vergrösserung. Der Unterkiefer wächst schnabelförmig vor. Auf der Zunge, die noch den rundlichen Zungenspitzenhöcker erkennen lässt, ist die im Text erwähnte T förmige Figur, die im wesentlichen dem Tuberculum impar angehört, zu sehen. Hinter ihr liegt ein dreiseitiges Feld, von dem der Kehlkopf durch einen kleinen Raum getrennt ist. Die Abgrenzung der zweiten und dritten Bogen ist nicht mehr deutlich.

Fig. 36. Zeichnung des Mundbodens vom Sperling, Stadium XIII, bei 30facher Vergrösserung. Zur Reproduktion um $^1/_3$ verkleinert. Die Form der Zunge ist deutlich zu erkennen. Die vordere Zungenspitze ist nicht mehr so

rundlich wie vorher; die hinteren Zipfel fangen an, vorzuwachsen. Sie gehören, wie die Textfigur 83 demonstriert, dem Tuberculum impar an. Eine mediane Zungenleiste bildet mit den im Winkel zusammenstossenden hinteren Grenzen des Zungenkörpers eine Y-förmige Figur, die im wesentlichen durch Wachstumsverschiebungen aus der T-förmigen des vorigen Stadiums hervorgegangen ist. Von dem Ende der medianen Zungenleiste zieht eine Zungengrundleiste nach dem Kehlkopfeingang hin. Auf dem Zungengrund, der aus den medialen Enden des zweiten und dritten Bogens gebildet wird, sind die Grenzen dieser Bogen nicht mehr mit Sicherheit zu bestimmen.

Fig. 37. Zeichnung des Mundbodens und der Zunge vom Sperling, Stadium XV, bei 15facher Vergrösserung. Die nach hinten breite Zunge ist überall scharf abgegrenzt und überragt schon die Anheftungsstelle am Mundboden. An der vorderen Zungenspitze und den hinteren Zipfeln treten rundliche Exkreszenzen auf; ebenso am Aditus laryngis. Der Zungengrund ist lateral durch eine Falte begrenzt. Die Zungenspitze ist noch weit von der Schnabelspitze entfernt.

Fig. 38. Zeichnung des Mundbodens und der Zunge vom Sperling, der eben ausgekrochen ist (Stadium XVI), bei 8facher Vergrösserung. Die Zungenspitze, die zahlreiche Warzen und Zotten hat, ist ganz dicht an die vordere Schnabelspitze herangewachsen nnd hat sich in ihrem hinteren Teil verschmälert, so dass die Stelle, wo die beiden Zipfel hinten hervorragen, ungefähr dieselbe Breite bekommen hat, wie der Zungengrund, der vorher von ihr stark überragt wurde. Die Verteilung der Zungenbildner ist an der Textfigur 84 deutlich zu erkennen. Der Kehlkopfseingang nähert sich schon stark den Formen des erwachsenen Tieres.

Fig. 39. Unterkiefer und Zungengegend vom erwachsenen Sperling, bei vierfacher Vergrösserung gezeichnet. Der Hornschnabel ist stark über die Zungenspitze hervorgewachsen (cf. Fig. 38). Die Zunge ist vorn von Leisten besetzt, hat jetzt in allen Teilen fast gleiche Breite. Die rundlichen Exkreszenzen sind nun überall zu kegelförmigen Zotten umgewandelt.

Die Verteilung der verschiedenen Schlundbogenabschnitte, die die Zunge gebildet haben, ist ganz deutlich an der Textfigur 85 zu sehen.

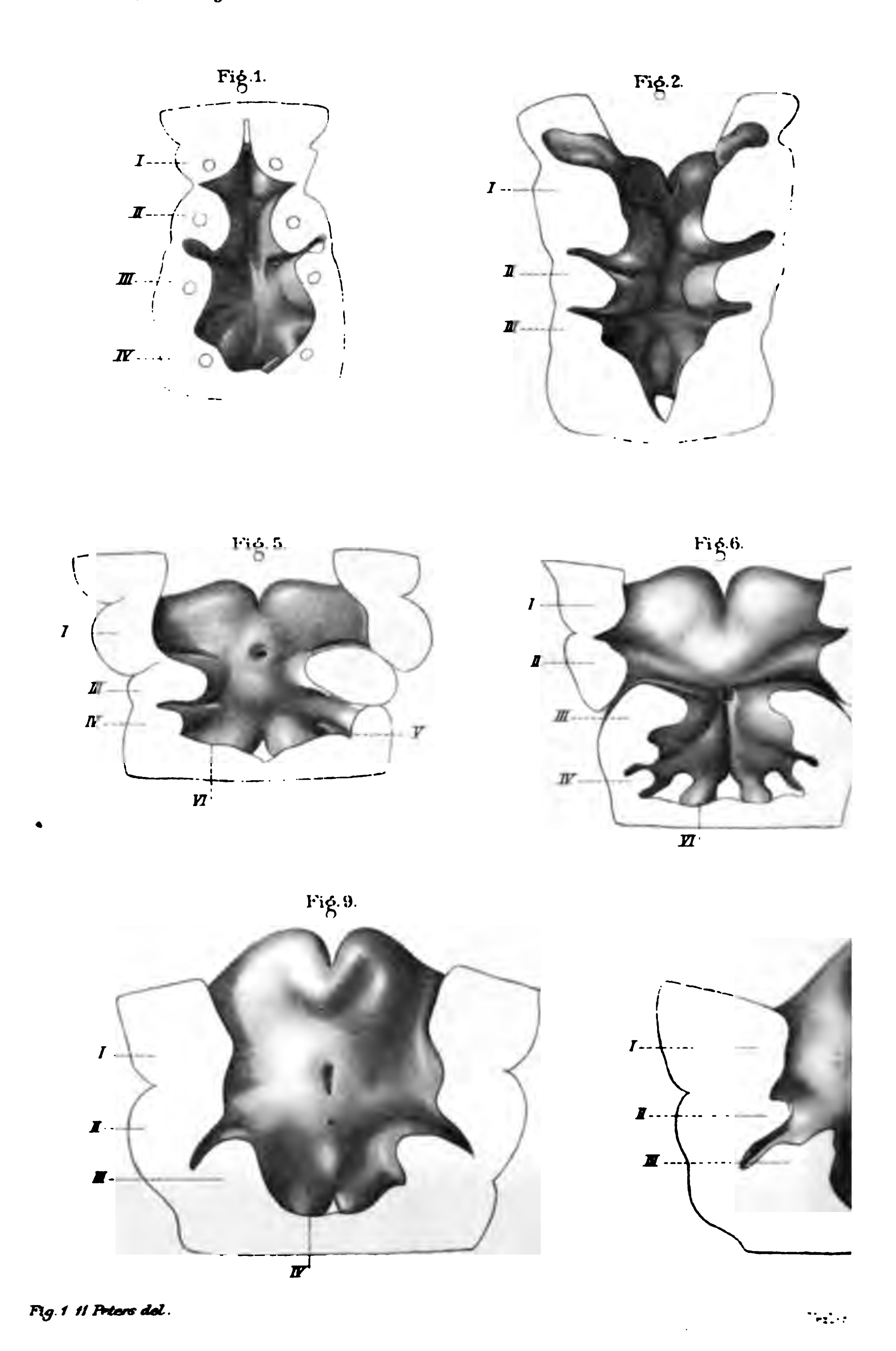
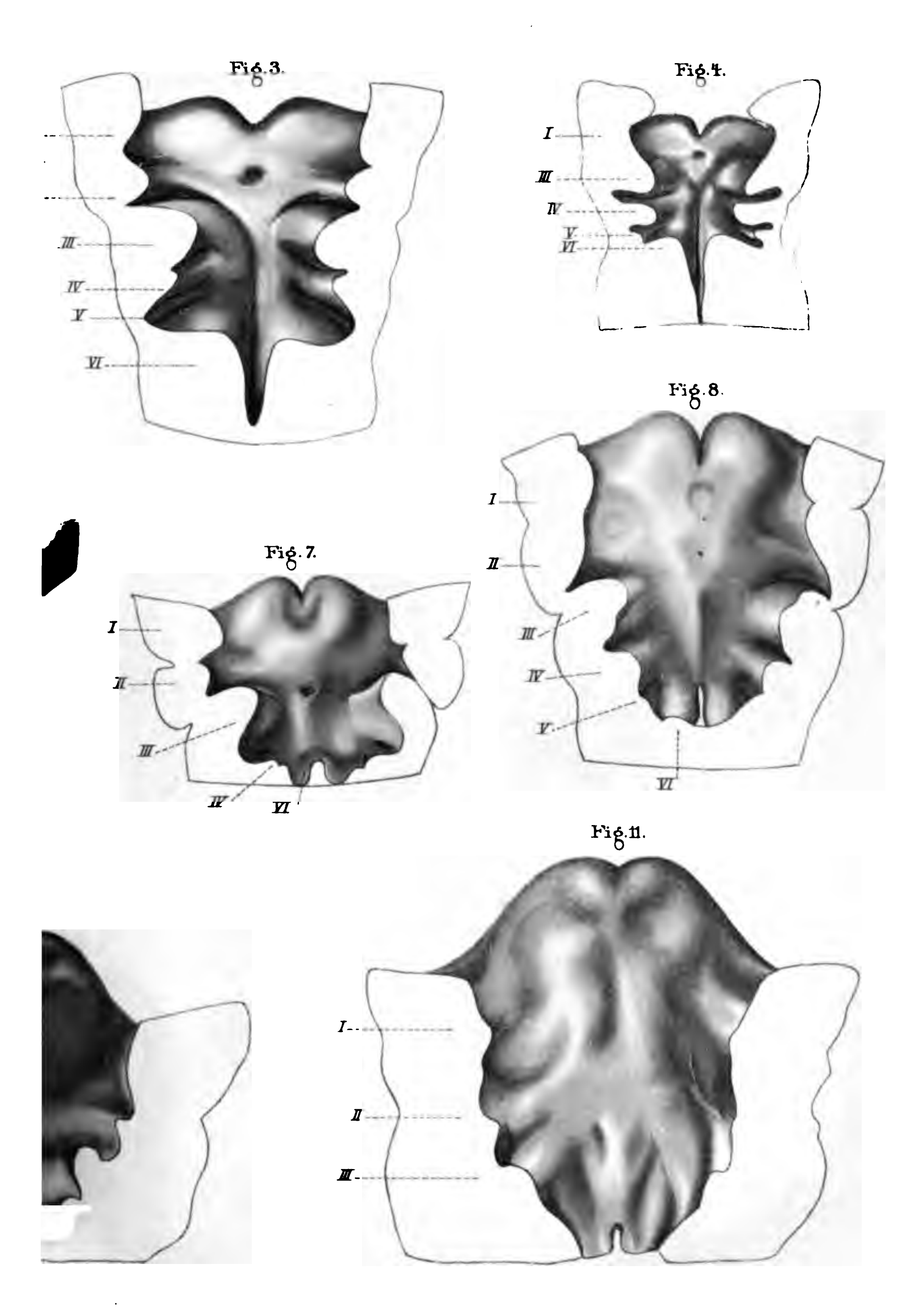


Fig. 1–11 Peters del.



...mann, Wiesbaden.

Kgl. Univers. Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.

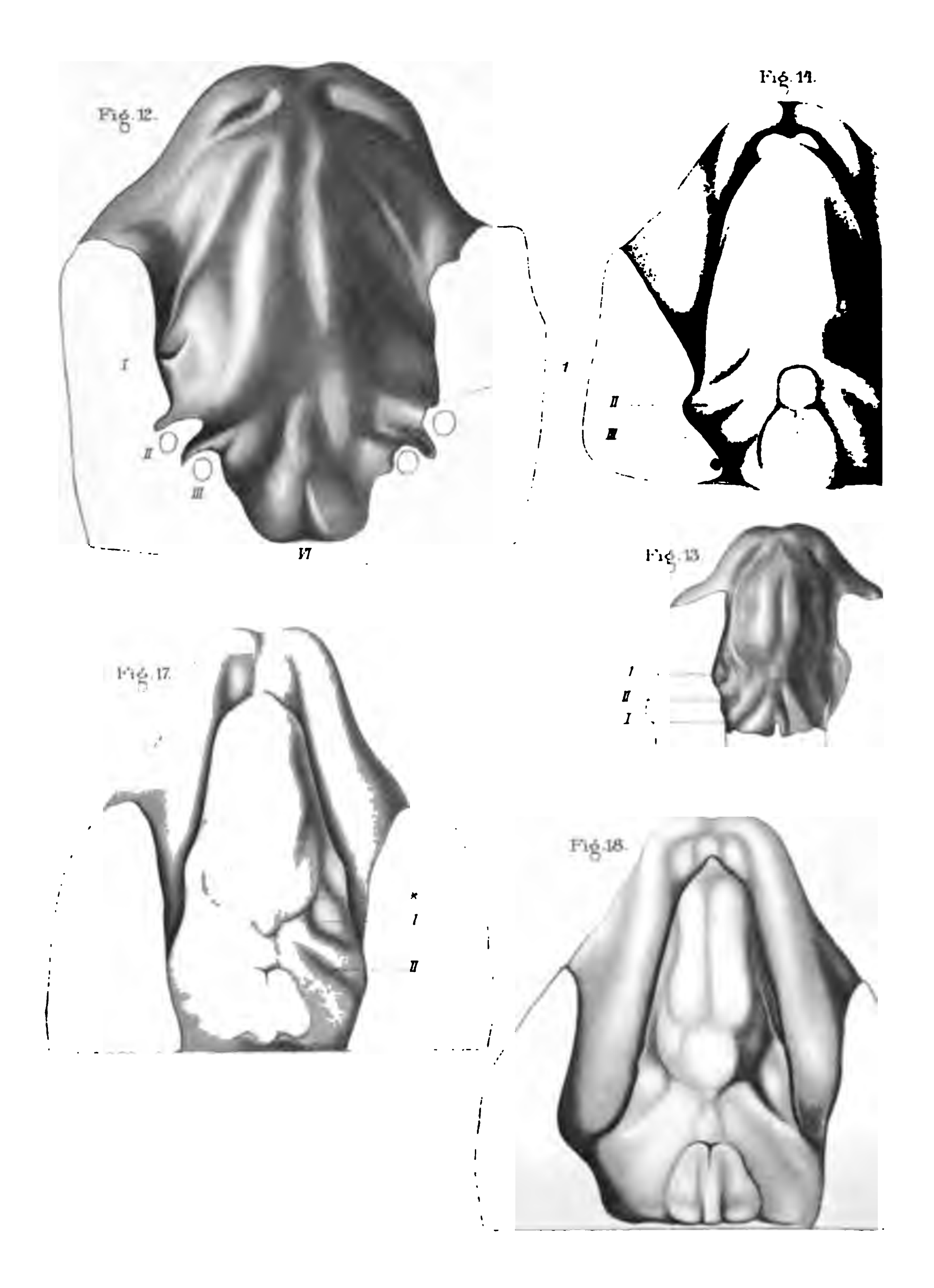
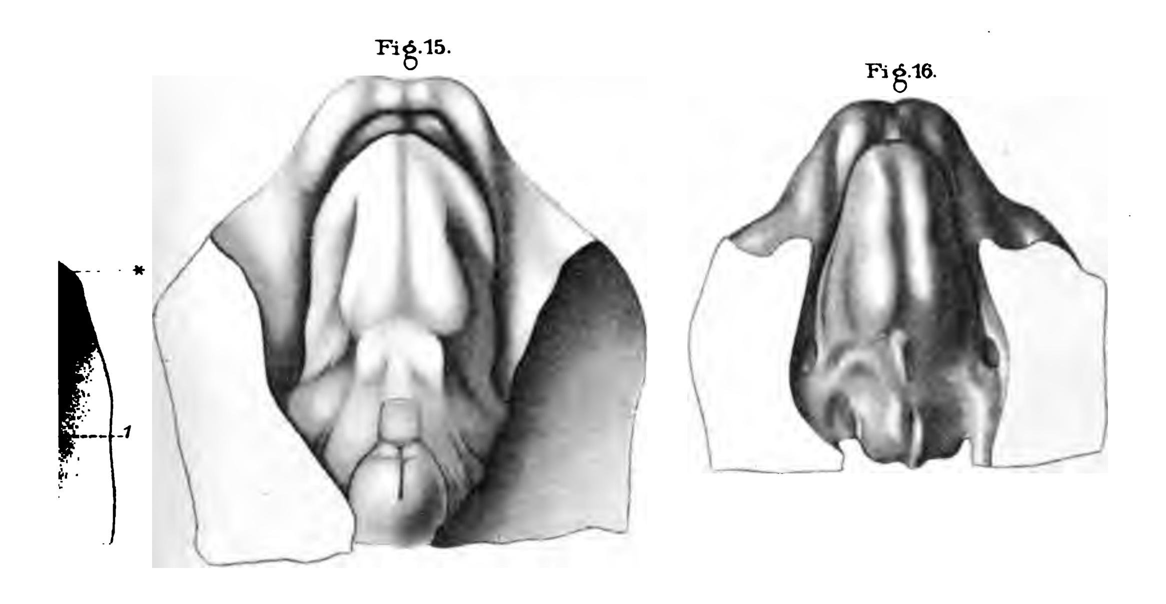
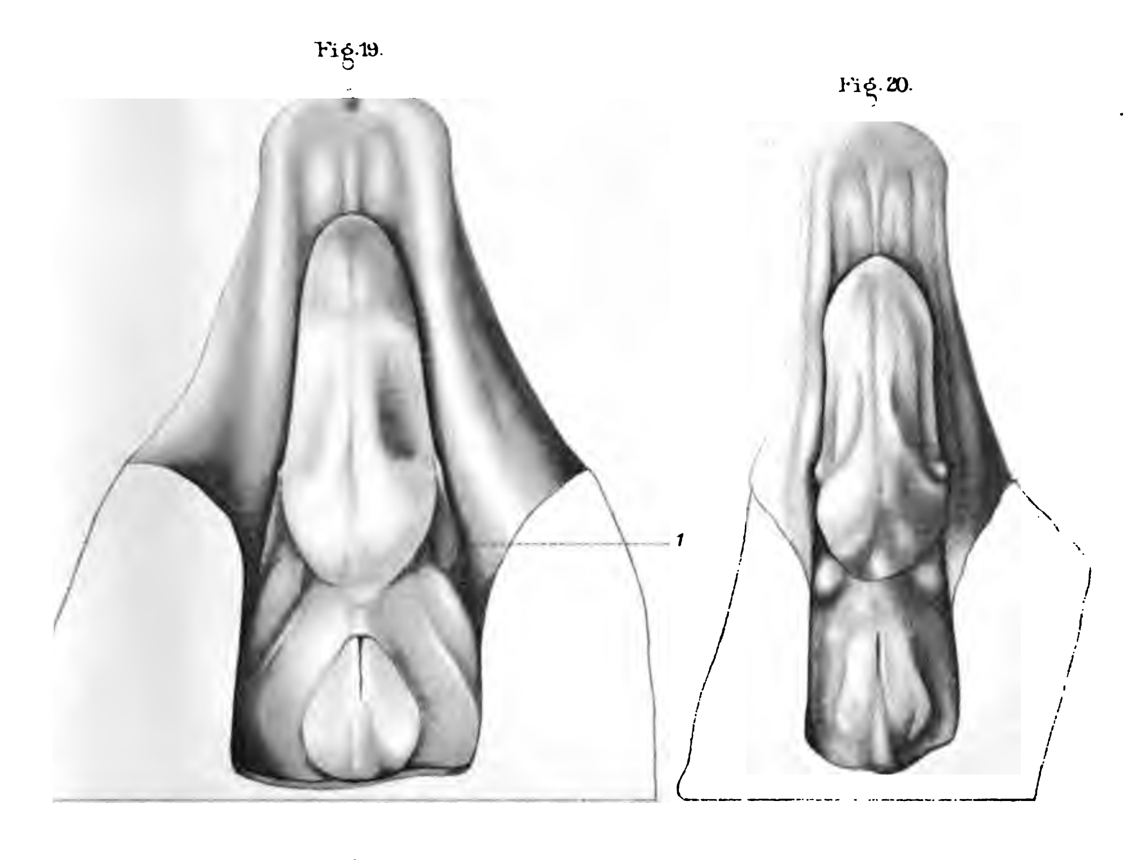


Fig. 12. 13 Peters del. Fig. 14–20 Kallius del.

Verlag v





n, Wiesbaden.

Kgl. Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.

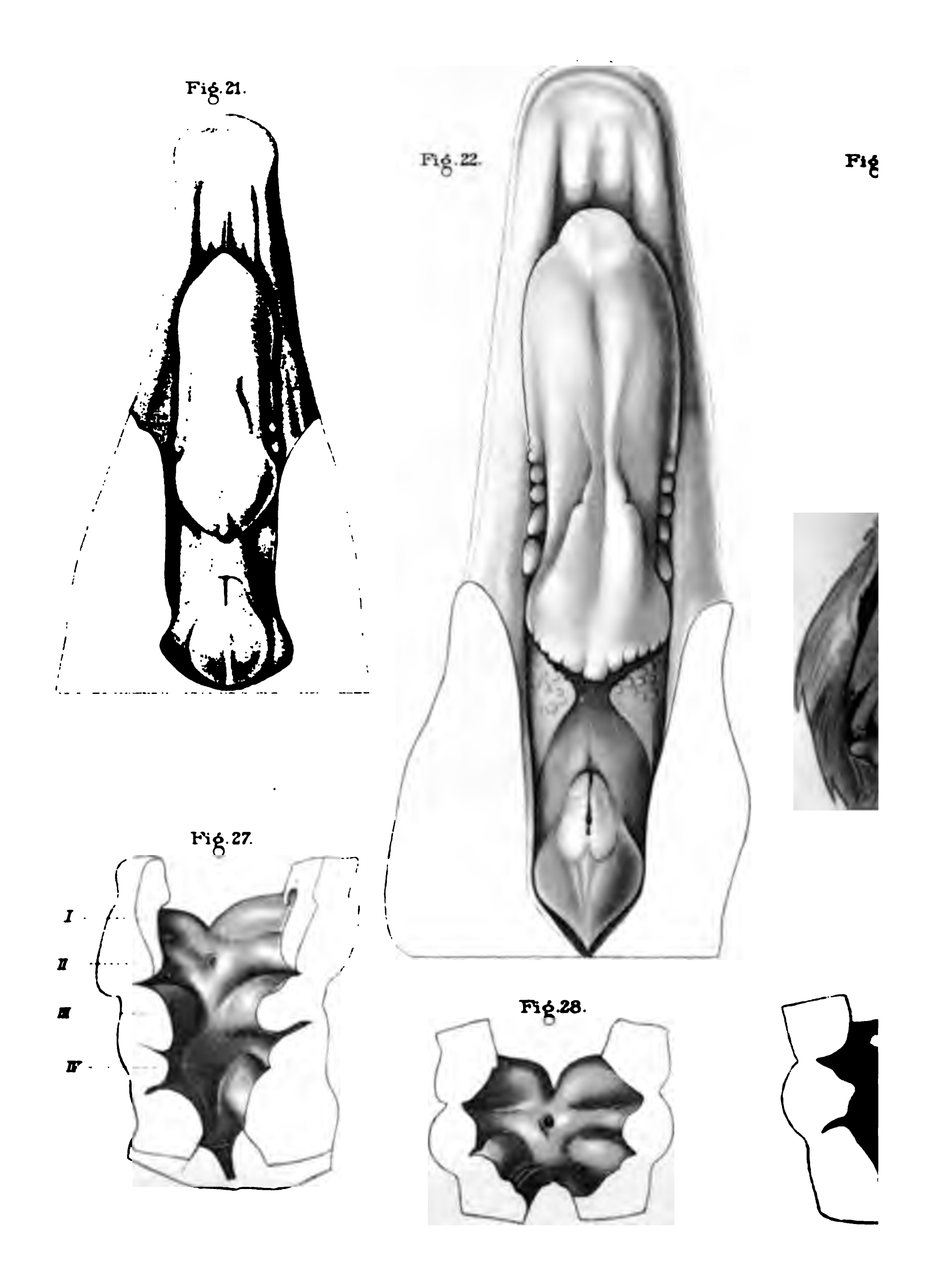
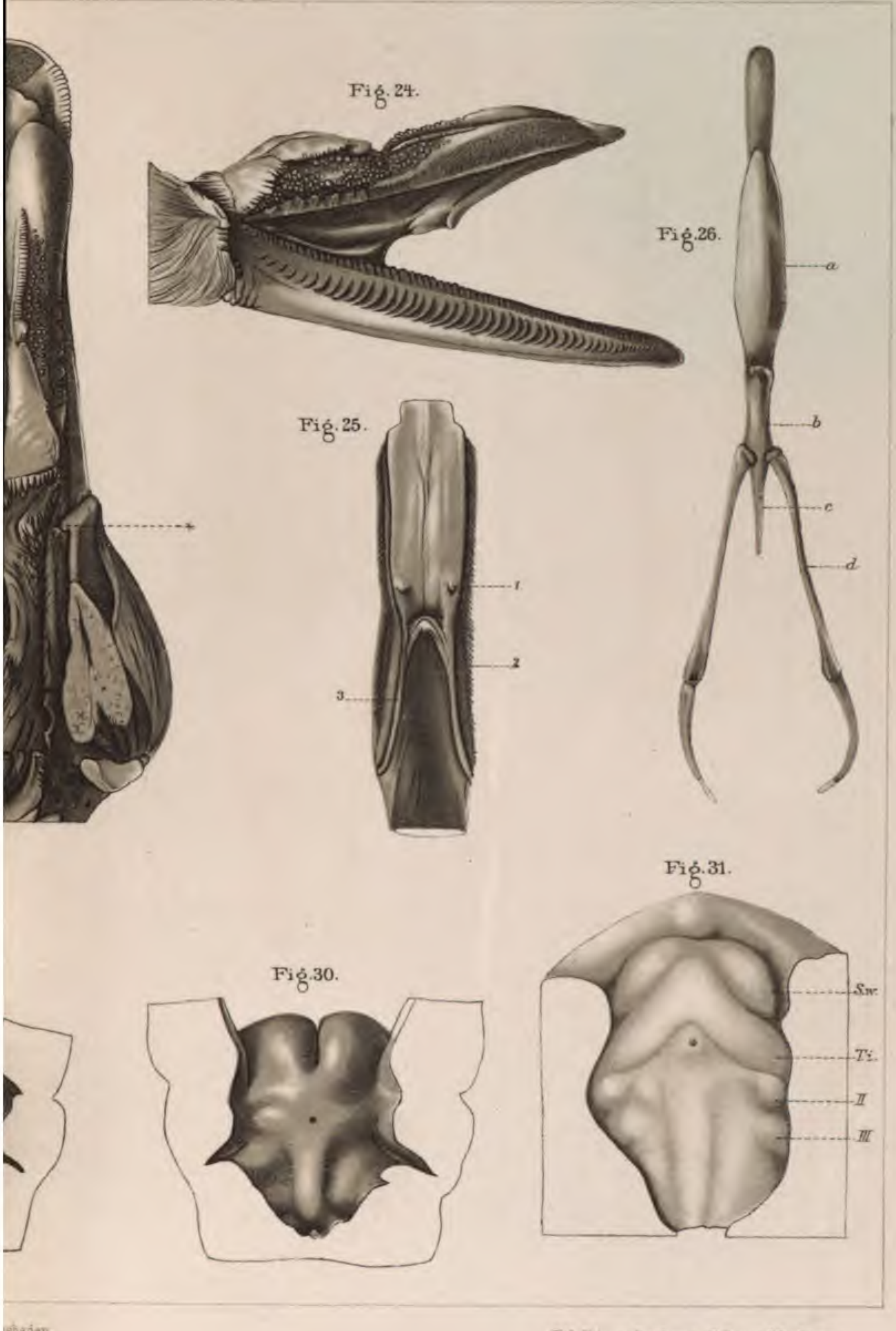
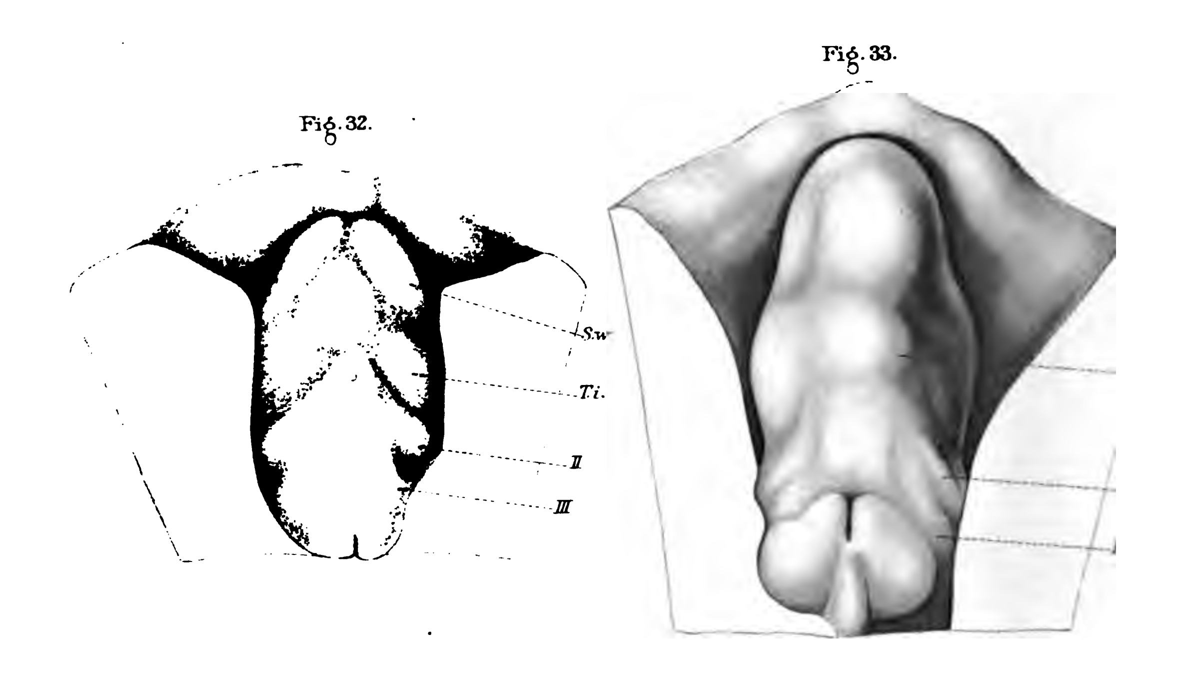


Fig. 21-26 u. 31 Kallius del. Fig. 27-30 Peters del.



...sbaden.

Kgl. Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.



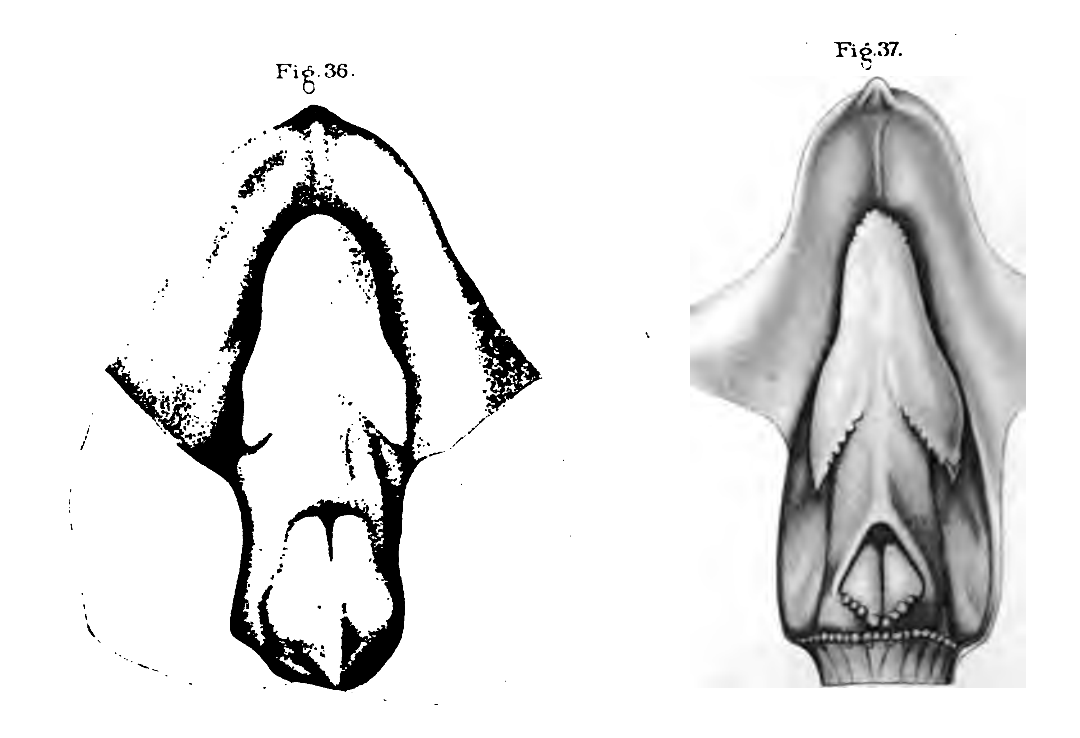
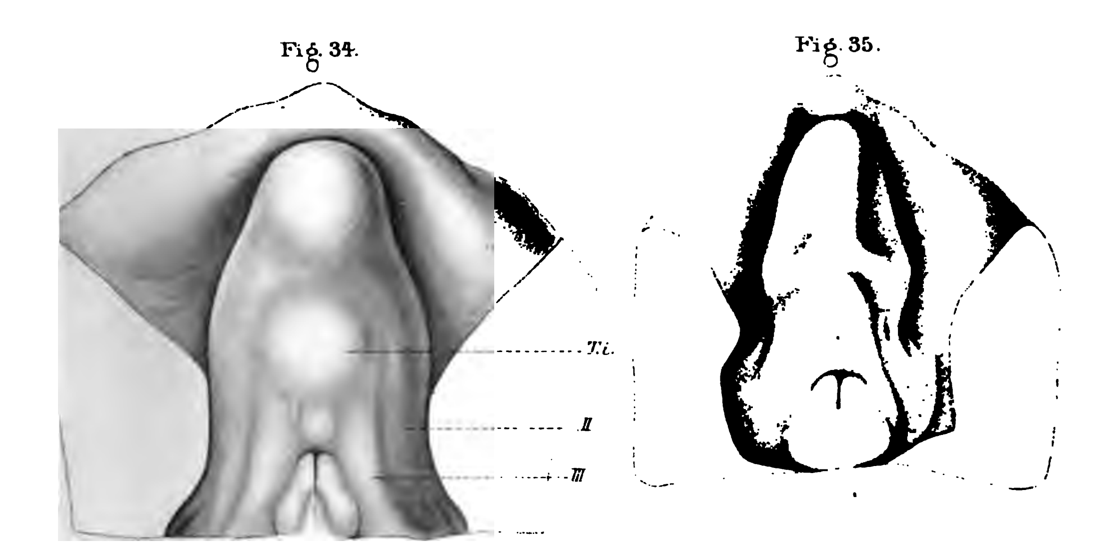
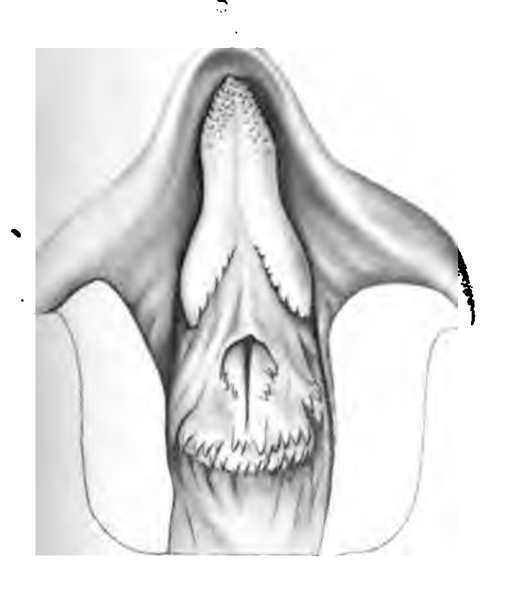
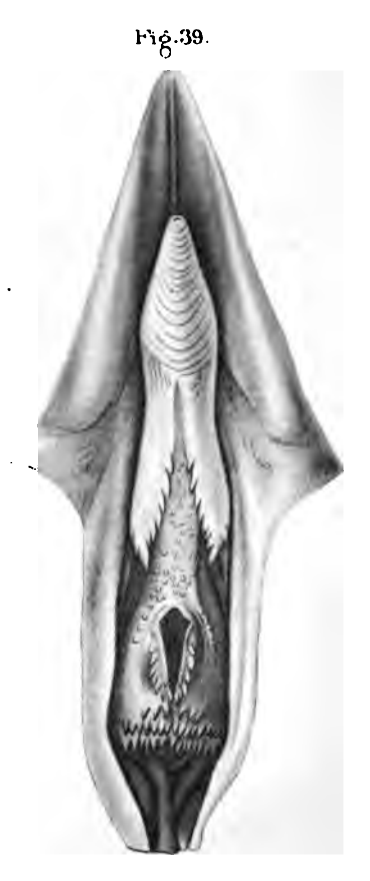


Fig. 32–39 Kallius del.


Fig. 34.
T.i.
II
III
Fig. 35.


Fig. 38.


Fig. 39.





Buchdruckerei von Carl Ritter in Wiesbaden.

